АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

8

АВГУСТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 8

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashev*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 8

УДК 581.524.44 : 582.29(471.343)

Л. Г. Бязров

СИНУЗИИ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ МАРИЙСКОЙ АССР

L. G. BIAZROV. SYNUSIA OF EPIPHYTIC LICHENS IN CERTAIN TYPES OF BIOGEOCOENOSES OF THE MARI A. S. S. R.

В работе сообщаются результаты исследования эпифитных лихеносинузий в широколиственно-хвойных лесах Марийской АССР. Лишайниковые группировки рассматриваются как особые биогеоценотические синузии. Анализ их распределения в различных типах леса и на древесных породах подтверждает мнение о лишайниках как сравнительно надежных индикаторах экологических условий.

Исследование в ценозах группировок низших растений, в том числе и лишайников может дать ценный материал для решения некоторых прикладных и теоретических вопросов биогеоценологии и фитоценологии, особенно для познания структуры сообществ, их классификации и районирования и для различных ботанико-географических реконструкций (Макаревич, 1968). Имеются сведения о наличии связи между лишайниковой растительностью и условиями местообитания, и ряд исследователей справедливо считает лишайники самым интересным экологическим и фитоценологическим объектом изучения (Clauzade, Rondon, 1966). Однако по ряду причин отечественных лихеноценологических работ весьма мало (Савич, 1909 и др.; Окснер, 1927 г., 1962 г.; Рассадина, 1930; Трасс, 1965, 1966, 1968; Мартин, 1968, и др.).

Летом 1968 г. при обследовании широколиственно-хвойных лесов Марийской АССР в 2 типах лесных биогеоценозов нам удалось изучить синузии эпифитных лишайников. Наши материалы относятся к территории Килемарского лесничества Килемарского лесхоза, расположенного на северо-западе республики, в долине р. Бол. Кундыш, в 4—6 км от стыка границы Марийской АССР с границами Горьковской и Кировской обл. Леса эти входят в восточную часть европейского массива широколиственно-хвойных лесов, где хвойные представлены елью сибирской и пихтой, причем широколиственно-хвойным лесам более свойственна пихта (Растительный покров СССР, 1956). Сведения о растительности района содержатся в работах А. Е. Жадовского (1928), Н. Я. Каца (1929), С. С. Станкова (1929), А. Д. Фокина (1929), В. В. Алехина (1935), А. Р. Чистякова и А. К. Денисова (1959), что позволяет нам подробно на этом вопросе не останавливаться.

В своих исследованиях мы исходим из концепции, что лесной биогеоценоз хотя и представляет собою однородный по составу, структуре и свойствам слагающих его компонентов участок леса (Сукачев, 1964), но эта его однородность относительна, и он на своем вертикальном и горизонтальном протяжениях структурно неоднороден в силу неабсолютного характера взаимосвязи, взаимообусловленности его компонентов. Внутри биогеоценоза имеются ценотические группировки более низких рангов, метаболически зависимые от биогеоценоза, в который они входят. Такие подразделения именуются биогеоценотическими синузиями, под которыми понимаются «структурные части биогеоценоза, которые характеризуются особым составом и свойствами составляющих его компонентов и их особыми внутренними взаимовлияниями при сохранении все же единства биогеоценоза, общности взаимодействия его компонентов и обмена веществом и энергией между ними и его окружением» (Сукачев, 1964 : 36). Как следует из определения, синузия — общее понятие для всех гомогенных по составу и структурно обособленных группировок в пределах ценоза. Однако, как справедливо отметил В. В. Петровский (1960), не вполне ясно, должна ли каждая конкретная группировка в пределах ценоза считаться синузией или под ней подразумевается совокупность сходных группировок в данном ценозе. Наше понимание синузии аналогично приведенной выше формулировке В. Н. Сукачева, но мы считаем нужным уточнить, что синузия является также и типом (категорией), отражающей общие закономерности пространственно обособленных внутри биогеоценоза группировок.

В. Н. Сукачев (1964), сформулировавший понятие «биогеоценотическая синузия», привел примеры таких синузий, отнеся к ним и парцеллы, и биогеогоризонты, и группировки эпифитных лишайников. Однако взаимосвязь между этими синузиями, их соподчинение им не показаны. Отсутствие классификации биогеоценотических синузий приводит к тому, что одни и те же группировки часто имеют разные наименования и не всегда ясно место их в общей системе биогеоценоза. Аналогичный факт в фитоценологии приводит А. А. Корчагин (1964, 1968).

Надо сказать, что в настоящее время имеются предпосылки для создания системы синузиальных единиц биогеоценоза, ибо ряд терминов, обозначающих синузии разного ранга, уже можно считать общепринятым. Это парцелла — общее понятие для элементов горизонтального расчленения биогеоценоза (Дылис и др., 1964, 1966; Дылис, 1968, 1969; Сукачев, 1964; Лавренко, 1968; Лавренко и Дылис, 1968) и биогеоценотический горизонт — для элементов вертикального расчленения биогеоценоза (Бяллович, 1960; Сукачев, 1964; Уткин и Дылис, 1966; Уткин, 1969; Дылис и др., 1966; Дылис, 1969; Лавренко и Дылис, 1968).

В некоторых работах справедливо указывается на необходимость расчленения парцеллы на биогеогоризонты (Лавренко, 1968; Лавренко и Дылис, 1968). Из этого следует, что парцелла как биогеоценотическая синузия по рангу выше синузии биогеоценотический горизонт. Ю. П. Бяллович (1960), выдвинувший представление о биогеогоризонтах, в последних выделяет элементарные биогеоценотические массы — естественно обособленные и биогеоценотически нерасчленимые структурные части биогеоценоза, представляющие собой участки биогеогоризонта. Эти подразделения, видимо, по объему близки меросинузиям П. М. Рафеса (1968). Чтобы подчеркнуть место биогеоценотических группировок такого ранга в системе биогеоценоза, мы именуем их эндостратосинузиями.

В этой системе синузиальных единиц биогеоценоза группировки эпифитных лишайников имеют объем эндостратосинузий. Японские исследователи (Hosokawa, 1953; Omura и др., 1954) предложили называть группировки эпифитов в фитоценозах аэросинузиями, видоизменив систему синузиальных единиц Дю Рие (Du Rietz, 1932). Однако термин этот несколько вводит в заблуждение, так как создается представление о группировках, взвешенных в воздухе. Хотя в цитированных работах показана связь между группировками эпифитов и определенными горизонтами фитоценоза, предлагаемое название такой корреляции не подчеркивает. Надо заметить, что во многих руководствах по геоботанике эпифитные группировки называют «внеярусными» (Ярошенко, 1961; Марков, 1962; Воронов, 1963; Шенников, 1964). Но факты, приводимые авторами этих пособий и лихенологами (Hale, 1952; Koskinen, 1955; Barkman, 1958), свидетельствуют о приуроченности группировок эпифитов к определенным зонам деревьев. Поэтому синузии эпифитов в фитоценозах целесообразнее считать внутриярусными, а не внеярусными.

Уже указывалось, что группировки эпифитных лишайников, по мнению В. Н. Сукачева (1964), являются частями соответствующих биогеоценотических синузий. К. В. Скуфьин (1966) показал, что животное население в определенном уровне на стволе дерева расчленяется на ряд группировок, причем особая группировка связана с эпифитами. Х. Х. Трасс (1965) также считает, что лишайники в биогеоценозе вместе с некоторыми насекомыми-фитофагами и с другими беспозвоночными и со своей микросредой образуют особые биогеосинузии. Особенности последних вытекают из своеобразных свойств лишайников: медленный рост, особый тип питания и обмена веществ, специфические продукты метаболизма и т. д. Названные особенности лишайников как организмов и ряд характерных признаков группировок эпифитов обусловливают специфику их в лесных биогеоценозах.

Методику работы в поле по изучению этих синузий мы уже освещали в наших прежних публикациях (Бязров, 1968, 1969), что позволяет нам подробно остановиться на приемах обработки собранных материалов. На пробной площади, закладываемой для анализа типа лесного биогеоценоза, обследовалось 50—60 стволов деревьев и кустарников, пни. Лишайники на них учитывались до высоты 2 м. В этом слое выделялись 2 горизонта: нижний, комлевой (индекс «К») — от поверхности почвы до высоты 0.6 м и верхний, стволовой (индекс «С») — от 0.6 до 2.0 м. В указанных горизонтах лишайники учитывались на всей поверхности ствола.

После обследования определенного числа форофитов начиналась обработка собранного материала, основными моментами которой были определение растений, не идентифицированных на месте,[1] и выявление сходных группировок с целью их объединения. Каждое описание рассматривалось как характеристика конкретной группировки, являющейся участком той или иной лишайниковой эндостратосинузии.

Из общего числа описаний, сделанных на участке лесного биогеоценоза, поочередно выделялись: 1) относящиеся к деревьям одной породы, 2) принадлежащие к одному горизонту, 3) сходные по видовому составу лишайников и форме их роста. Как видим, на первом этапе выделения в основу была положена консорция в ее типологическом понимании (Лавренко, 1959), что несколько противоречит принятой нами системе синузиальных единиц (парцелла — биогеогоризонт — эндостратосинузия), так как нам необходимо было бы начинать выделение синузий по приуроченности описаний к той или иной парцелле. Мы этого не делаем, ибо в настоящее время строгие принципы разграничения парцелл отсутствуют и в лесах они выделяются как по особенностям напочвенного покрова (елово-костяничная, елово-кисличная парцеллы в ельнике), так и по составу древостоя (осиново-снытевая, дубово-снытевая в том же типе ельника). В первом случае сомнительно обособление парцелл на всю вертикальную толщу биогеоценоза, а такая обособленность всегда подчеркивалась Н. В. Дылисом (1969). Принимая критерий выделения биогеоценотических синузий по особенностям фитоценоза как компонента биогеоценоза, мы считаем, что лесные парцеллы в первую очередь должны вычленяться по особенностям древостоя. Именно по этой причине на первом этапе выделения лихеносинузий в изученных нами типах за основу взята приуроченность описания к форофиту.

Затем они вычленялись по принадлежности к элементам вертикальной структуры биогеоценоза — биогеогоризонтам. Выделение последних в лесных биогеоценозах — сложный и слабо разработанный вопрос изучения структуры биогеоценозов (Бяллович, 1960; Уткин и др., 1969). Мы считаем 2 уровня поселения эпифитных лишайников, изученные нами в слое до 2 м от поверхности почвы, — частями соответствующих биогеоценотических горизонтов. Условия жизни на основании ствола весьма отличны от условий на собственно стволе. Это выражается и в неодинаковой форме ствола и комля, и в различном положении поверхности прикрепления лишайников, обусловливающем разный радиационный режим этих местообитаний, в неодинаковых физических и химических свойствах субстрата. На основаниях больше откладывается минеральной пыли, сюда попадает большее количество осадков, здесь происходит накопление углекислоты, воздух более насыщен влагой. В комлевом горизонте в сложении синузий участвуют многочисленные пришельцы с поверхности почвы и из ее верхних горизонтов. В связи с этим считаем возможным и целесообразным относить изученные 2 уровня поселения лишайников на стволах деревьев к 2 различным биогеогоризонтам.

На третьем этапе выделения лихеносинузий во внимание была принята неоднородность биогеоценотического горизонта по латерали, обусловливающая наличие особых биогеоценотических синузий, которые являются структурными элементами биогеогоризонта, именуемые нами внутрислойными или эндостратосинузиями. На этом этапе работы мы ориентировались на особенности лишайниковой растительности как показателя границ лишайниковых эндостратосинузий.

---

[1] Автор благодарит Н. С. Голубкову, М. Ф. Макаревич, А.-Л. А. Сымермаа за помощь при определении растений.

Нами выделялись группировки, сходные по видовому составу и формам роста лишайников. Таким образом, эпифитная лишайниковая эндостратосинузия — это совокупность конкретных группировок, сходных по видовому составу и формам роста лишайников, развивающихся в пределах типа лесного биогеоценоза на деревьях одной породы в одном биогеогоризонте.

При выделении фитоценотических синузий обычно исходят из жизненных форм растений. Для сосудистых чаще применяется система Раункиера. Но у лишайников подобные формы выделить трудно (Barkman, 1958; Clauzade, Rondon, 1966). Обычно их разделяют по формам роста, причем, как справедливо заметил Баркман, в отношении лишайников эти понятия часто отождествлялись и формы роста назывались жизненными формами. Систему последних для лишайников пытались разработать неоднократно (Mattick, 1951; Barkman, 1958), однако все построения основывались на формах роста и удачными их назвать трудно. Поэтому при выделении лихеносинузий были применены формы роста лишайников, которые подразделяются на: IK — внутринакипные, гипофлеоидные, только с выступающими на поверхность субстрата плодами; BK — плодовые тела на тонких длинных ножках; AK — внешненакипные, с четко ограниченным слоевищем; SK — соредиозно-накипные; Cl — форма роста кладонии; Pa — форма роста пармелии; Pe — форма роста пельтигеры; Ra — форма роста рамалины; Us — форма роста уснеи (Klement, 1955). Правда, при выделении лихеносинузий все накипные лишайники принимались за 1 форму роста, исключая форму роста BK; формы Ra и Us также не разделялись.[1]

В результате подобных операций имели место случаи, когда одни и те же группировки лишайников (обычно такие, в состав которых входит один вид лишайников) были приурочены к разным древесным породам и к различным биогеогоризонтам на одном форофите. Однако эти группировки растений, по нашему мнению, относятся к различным биогеоценотическим эндостратосинузиям, так как в одном случае они различаются по субстрату, в другом — по условиям окружающей среды. Это позволяет нам предположить, что и вещественно-энергетический метаболизм в каждом из этих случаев будет специфичным, а последнее обстоятельство должно быть решающим при выделении биогеоценотических синузий.

Нередко синузию характеризует всего лишь одно описание. Мы считаем, что участок эпифитной эндостратосинузии, представленный лишь на одном стволе, не выявляет в полной мере ее существенных черт, т. е. он меньше площади выявления ее видового состава. Участок этот является фрагментом синузии. Мы согласны с Липпмаа (Lippmaa, 1935), показавшим, что площадь выявления эпифитной синузии соответствует 3—5 стволам, однако в наших условиях часто было достаточно и 2 стволов (если в состав синузии входит 1—2 вида лишайников).

Сходство видового состава лишайников серии описаний, относящихся к эндостратосинузии, оценено индексом биологической дисперсии Коха (Koch, цит. по: Василевич, 1969), обозначенным в тексте символом «ИБД».

Долю участия лишайников в сложении выявленных эндостратосинузий характеризует относительная встречаемость вида — отношение действительной встречаемости растения к сумме встречаемостей всех видов группировки (Раменский, 1938; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969). Название эндостратосинузии образуют константные ее виды тех форм роста, которые были положены в основу вычленения синузии.

В приведенной таблице степень развития синузии на древесной породе отражает показатель «встречаемость на форофите» — отношение числа описаний, включенных в эндостратосинузию, к общему числу проанализированных на участке деревьев этой породы, включая и те, на которых лишайники отсутствовали. Другим показателем «встречаемость в типе» определяется процент числа описаний, относящихся к синузии, от общего количества обследованных на участке стволов.

В соответствии с указанными установками были обработаны наши материалы, собранные в 2 типах лесных биогеоценозов Марийской АССР.

Первый участок леса, занимаемый типом **пихто-ельник крапивно-кисличный** (Abiegno-Piceetum urticoso-oxalidosum), расположен на левом берегу р. Бол. Кундыш, на ее высокой пойме. Почва здесь перегнойно-иловато-глеевая, подстилаемая суглинками. Состав I яруса древостоя 5Е 5П ед. Б, О; во II ярусе липа, ильм. Липы много и в III ярусе, где ее трудно отделить по высоте от кустарников. Сомкнутость крон деревьев 0.8.

В 2 исследованных горизонтах до высоты 2 м выделено 34 лихеносинузии и фрагмента (см. таблицу).

---

[1] В тексте при характеристике синузий спектр форм роста эндостратосинузий обозначен символом «СФР». Сумма процентов форм роста не всегда равна 100%, ибо в отдельных случаях число видов не кратно 100.

Синузии лишайников на ели *Picea obovata* Ledeb. Экземпляры разного возраста и размера, но основную массу составляют деревья старше 100 лет, высота около 30 м, средний диаметр на высоте груди 30 см (максимальный 56 см). На елях выявлены синузии:

1K. Lepraria aeruginosa.

2K. Opegrapha vulgata — Lepraria aeruginosa. ИБД — 38; СФР: 40 IK, 20 SK, 20 AK.

3*K.[1] Cladonia coniocraea —Opegrapha vulgata. СФР: 50 Cl, 25 IK, 25 SK.

4C. Chaenotheca trichialis — Opegrapha vulgata. ИБД-57; СФР: 42BK, 28 IK, 14 SK, 14 AK.

5C. Hypogymnia physodes — Opegrapha vulgata. ИБД-78; СФР: 13 Pa, 19 IK, 24 BK, 19 AK, 6 SK, 13 Ra, 6 Us.

6*C. Hypogymnia physodes — Cladonia fimbriata. СФР: 25 Pa, 12 Cl, 25 AK, 12 IK, 12 SK, 12 BK.

Интересно, что синузии, в состав которых входят кладонии, представлены лишь фрагментами, что можно связать с напряженным радиационным режимом нижних горизонтов фитоценоза. Последнее объясняет и широкое участие теневыносливой *Lepraria* во всех эндостратосинузиях на ели.

Синузии лишайников на пихте *Abies sibirica* Ledeb. Пихта по числу деревьев на участке не уступает ели, но она меньше по размерам (максимальный диаметр ствола 36 см). Кора гладкая, смолистая. На стволах этой породы выявлены эндостратосинузии:

7K. Lepraria aeruginosa.

8K. Opegrapha vulgata — Lepraria aeruginosa. ИБД-100; СФР: 50 IK, 50 SK.

9C. Hypogymnia physodes — Opegrapha vulgata. ИБД-26; СФР: 50 IK, 25 IK, 35 AK, 10 SK, 10 Ra, 5 Us.

10*C. Hypogymnia physodes — Cladonia fimbriata. СФР: 28 Pa, 14 Cl, 28 AK, 14 SK, 14 IK.

Удивляет бедность видового состава лишайников на основаниях пихт — 3 вида в 2 эндостратосинузиях. В то же время в стволовом горизонте в син. 9С входят 20 видов шести форм роста.

Синузии лишайников на липе *Tilia cordata* Mill. Эта порода играет заметную роль в сложении древостоя, особенно его III яруса. По абсолютному числу стволов всех размеров она на участке преобладает. Бо́льшая часть лип имеет небольшие размеры и представлена гладкокорыми экземплярами. Однако имеются и взрослые деревья с бороздчатой корой. Всего на липах выделено 7 лихеносинузий:

11*K. Graphis scripta.

12K. Graphis scripta — Lepraria aeruginosa. ИБД-67; СФР: 33 IK, 33 SK, 33 AK.

13*K. Peltigera aphthosa — Lepraria aeruginosa.

14C. Hypogymnia physodes — Graphis scripta. ИБД-38; СФР: 13 Pa, 13 IK, 55 AK, 13 SK, 6 Ra.

15*C. Hypogymnia physodes — Lobaria pulmonaria. СФР: 8 Pa, 8 Pe, 17 IK, 8 Ra, 8 Us, 8 SK.

16*C. Hypogymnia physodes — Cladonia fimbriata — Lobaria pulmonaria. СФР: 27 Pa, 9 Cl, 9 Pe, 18 AK, 18 IK, 9 Ra, 9 SK.

17C. Hypogymnia physodes — Cladonia coniocraea — Graphis scripta. ИБД-44; СФР: 13 Pa, 13 Cl, 6 IK, 56 AK, 6 SK, 6 Ra.

Три синузии выделены по сочетанию лишайников формы роста Ре с корковыми (13), листоватыми (15), кустистыми и листоватыми (16) видами.

Синузии лишайников на ильме *Ulmus scabra* Mill. Как и липа, ильм в I ярусе древостоя не представлен, в основном формируя его

---

[1] В тексте и таблице фрагменты эндостратосинузий помечены звездочкой; напомним, что «К» при номере синузии означает комлевой горизонт, «С» — стволовой.

Относительная встречаемость лишайников в эпифитных

Форма роста	Вид — Форофит:	*Picea obovata* Ledeb.						*Abies sibirica* Ledeb.				*Tilia*		
	горизонт:	комель			ствол			комель		ствол		комель		
	эндостратосинузия:	1	2	3 *	4	5	6 *	7	8	9	10*	11*	12	13*
SK	*Lepraria aeruginosa* Sm.	100	46	25	20	18	12	100	50	13	14	—	45	50
AK	*Bacidia acerina* (Ach.) Arn.	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Pertusaria amara* (Ach.) Nyl.	—	4	—	13	7	13	—	—	13	14	—	—	—
IK	*Opegrapha lichenoides* Pers.	—	8	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
IK	*O. vulgata* Ach.	—	38	25	20	18	12	—	50	15	14	—	—	—
Cl	*Cladonia coniocraea* (Flk.) Vain.	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cl	*Cl. fimbriata* (L.) Fr.	—	—	25	—	—	12	—	—	—	14	—	—	—
AK	*Arthrospora acclinis* (Fw.) Th. Fr.	—	—	—	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—
BK	*Calicium viride* Pers.	—	—	—	20	8	—	—	—	—	—	—	—	—
BK	*Chaenotheca trichialis* (Ach.) Hellb.	—	—	—	13	7	13	—	—	—	—	—	—	—
BK	*Coniocybe furfuracea* (L.) Ach.	—	—	—	7	4	—	—	—	—	—	—	—	—
BK	*C. pallida* Fr.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Pa	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.	—	—	—	—	16	13	—	—	15	14	—	—	—
Pa	*Parmelia sulcata* Tayl.	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—
Ra	*Evernia prunastri* (L.) Ach.	—	—	—	—	4	—	—	—	4	—	—	—	—
Ra	*Ramalina calicaris* (L.) Röhl.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Us	*Usnea comosa* (Ach.) Röhl.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Lecania syringea* (Ach.) Th. Fr.	—	—	—	—	4	12	—	—	—	—	—	—	—
IK	*Opegrapha pulicaris* (Hoffm.) Schrad.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Pa	*Cetraria caperata* (L.) Vain.	—	—	—	—	—	13	—	—	—	—	—	—	—
Pa	*Parmelia aspidota* (Ach.) Poetsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	4	14	—	—	—
Ra	*Letharia thamnodes* Hue	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—
SK	*Bacidia chlorococca* Lett.	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—
IK	*Arthonia patellulata* Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
IK	*Graphis scripta* (L.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	100	45	—
IK	*Opegrapha atra* Pers.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
IK	*Xylographa abietina* (Pers.) A. Z.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Us	*Usnea hirta* (L.) Mot.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
AK	*Buellia disciformis* (Fr.) Mudd.	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—
AK	*Lecanora pallida* (Schreb.) Rabh.	—	—	—	—	—	—	—	—	3	14	—	—	—
AK	*Pertusaria alpina* Hepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
AK	*P. globulifera* (Turn.) Mass.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
AK	*Biatorina tricolor* (Wither.) Stein.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
AK	*Biatora atroviridis* Hellb.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
AK	*B. helvola* Köerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
Pe	*Peltigera aphthosa* (L.) Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50
AK	*Buellia punctata* (Hoffm.) Mass.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Lecanora carpinea* (L.) Vain.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*L. chlarona* (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*L. chlarotera* Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Pertusaria leioplaca* (Ach.) DC.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IK	*Opegrapha subsiderella* Arn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Bacidia affins* Vain.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Biatora minuta* Hepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Biatora sylvana* Köerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pe	*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Pertusaria laevigata* (Nyl.) Arn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Phlyctis agelaea* (Ach.) Tw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Bacidia luteola* (Schrad.) Mudd.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Biatora turgidula* (Fr.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Buellia alboatra* Bř. et Rostr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AK	*Lecanora subrugosa* Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pa	*Physcia pulverulenta* (Schreb.) Hampe	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Встречаемость	на форофите	13	80	7	20	67	7	27	60	90	9	10	40	
	в типе	4	21	2	6	19	2	6	12	19	2	2	7	
Число видов	в эндостратосинузии	1	5	4	7	16	8	1	2	20	7	1	3	
	в горизонте	7			18			2		21		4		
	на форофите	20						21				27		

III ярус и единичными экземплярами выходя во II. Большинство лихеносинузий на этом форофите представлено лишь фрагментами:

18*К. Phlyctis agelaea — Biatora helvola. СФР: 75 SK, 25 IK.
19*С. Bacidia chlorococca.
20*С. Bacidia luteola.
21С. Buellia disciformis — Opegrapha pulicaris. ИБД-17; СФР: 33 AK. 50 IK, 17 SK.
22*С. Parmelia aspidota — Buellia alboatra. СФР: 20 Pa, 40 AK, 20 IK. 20 SK.

синузиях пихто-ельника крапивно-кисличного (в %)

cordata Mill.				*Ulmus scabra* Mill.					*Populus tremula* L.					*Betula verrucosa* Ehrh.				Пни		
ствол				К	ствол				комель		ствол			комель		ствол		комель		
14	15*	16*	17	18*	19*	20*	21	22*	23	24*	25	26*	27*	28*	29*	30	31	32*	33	34
11	8	9	9	25	—	—	30	20	—	—	17	20	—	50	—	29	15	—	25	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—
11	8	—	4	—	—	—	—	—	—	—	25	20	—	—	—	29	10	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	50	25	—
—	—	9	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	50	25	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	9	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	—	29	15	—	—	—
—	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	8	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—
11	—	9	9	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	25	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	8	9	9	—	—	—	14	20	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	25	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	9	—	—	—	14	—	—	—	25	20	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	8	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	25	—	—	—	—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	100	—	—	17	50	100	—	—	—	—	100
5	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	—	—	5	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	10	—	—	—
—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	20	17	—	—	—	—	—	—	—
—	8	9	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	4	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—
60	10	10	20	20	20	20	40	20	60	20	60	20	20	20	20	40	60	20	40	40
11	2	2	4	2	2	2	4	2	6	2	6	2	2	2	2	4	6	2	4	4
16	12	11	16	4	1	1	6	5	2	1	5	5	6	2	1	4	11	2	4	1
25				4	11				2		11			2		11		5		
27				13					12					12				5		

Синузии лишайников на осине *Populus tremula* L. Экземпляры этой породы достигают крупных размеров (свыше 30 м высотой и около 50 см в диаметре), на которых выявлены следующие эндостратосинузии:

23К. Peltigera aphthosa — Biatora helvola. ИБД-100; СФР: 50 Pe, 50 AK.

24*К. Peltigera aphthosa.

25С. Buellia disciformis — Lecanora subrugosa. ИБД-50; СФР: 80 AK, 20 SK.

26*С. Physcia pulverulenta — Buellia disciformis. СФР: 20 Ра, 60 АК, 20 SK.

27*С. Hypogymnia physodes — Peltigera aphthosa — Pertusaria globulifera. СФР: 17 Ра, 17 Ре, 66 АК.

Нижние части стволов сильно заросли мхами, на которых поселились лишайники рода *Peltigera* (син. 23К, 24*К). По некоторым стволам мхи проникают довольно высоко (син. 27*С).

Синузии лишайников на березе *Betula verrucosa* Ehrh. Береза также представлена на участке крупными деревьями (высотой около 30 м), на которых встречены эндостратосинузии:

28*К. Peltigera aphthosa — Lepraria aeruginosa.

29К. Peltigera aphthosa.

30С. Hypogymnia physodes — Pertusaria amara. ИБД-75; СФР: 25 Ра, 25 АК, 25 SK, 25 IK.

31С. Hypogymnia physodes — Cladonia fimbriata. ИБД-41; СФР: 18 Ра, 18 Cl, 36 IK, 18 АК, 9 SK.

Обследованные части стволов сильно заросли мхами.

Синузии лишайников на пнях. Пни большей частью являются остатками пихт. Степень их сохранности различна, что и отражают следующие лихеносинузии:

32*К. Cladonia coniocraea — Cladonia fimbriata.

33К. Cladonia coniocraea — Xylographa abietina. СФР: 50 Cl, 25 IK, 25 SK.

34К. Peltigera aphthosa.

Более разрушенным пням соответствуют син. 32*К и 34К.

Второй участок, занимаемый типом **пихтарник с елью липово-снытево-кисличный** (Piceeto-Abiegnetum tilioso-aegopodioso-oxalidosum), расположен на правобережье р. Бол. Кундыш, на пологой междуречной равнине. Состав I яруса древостоя 6П 3Е 1 Ос. Во II ярусе липа, клен, рябина, причем липы и рябины (особенно липы) много и в III ярусе древостоя. Сомкнутость крон деревьев 0.6—0.7 м. Подлесок как ярус не выражен. В травяном покрове доминируют мезофиты.

На стволах деревьев до высоты 2 м была выявлена 41 лихеносинузия.[1]

Синузии лишайников на пихте. Эта древесная порода представлена сравнительно высокими (25—27 м) и средней толщины (24 см) деревьями. Стволы плохо очищены от мертвых сучьев. На пихтах встречены эндостратосинузии:

1*К. Opegrapha vulgata — Lepraria aeruginosa.

2К. Cladonia coniocraea — Opegrapha vulgata. ИБД-33; СФР: 20 Cl, 20 IK, 50 АК, 10 SK.

3К. Cladonia coniocraea — Hypogymnia physodes — Opegrapha vulgata. ИБД-75; СФР: 33Cl, 17 Ра, 17 IK, 17 SK, 17 АК.

4*К. Hypogymnia physodes — Opegrapha atra. СФР: 25 Ра, 25 IK, 25 АК, 25 SK.

5С. Hypogymnia physodes — Pertusaria amara. ИБД-34; СФР: 21 Ра, 51 АК, 21 IK, 7 SK.

6С. Hypogymnia physodes — Pertusaria amara — Usnea compacta. ИБД-26; СФР: 10 Ра, 20 АК, 20 Us, 15 Ra, 20 IK, 10 SK, 5 ВК.

Син. 6С выделяется значительным участием лишайников форм роста Us и Ra, это — наиболее распространенная в стволовом горизонте группировка; на комлях деревьев чаще других встречается синузия 2К.

Синузия лишайников на ели. Ель превосходит пихту по размерам (высота 30 м, диаметр 24—28 см). На ней выявлены синузии:

---

[1] Значительный объем составленной нами рабочей таблицы, относящейся к характеризуемому типу (она включает 78 видов лишайников), не позволил поместить ее в рамках журнальной статьи, что вынуждает нас ограничиться приведением списка выявленных лихеносинузий.

7K. Cladonia coniocraea — Opegrapha vulgata. ИБД-30; СФР: 17 Cl, 17 IK, 33 AK, 17 BK, 8 Ra, 8 SK.
8*K. Cladonia coniocraea — Hypogymnia physodes. СФР: 60 Cl, 20 Pa, 20 SK.
9C. Hypogymnia physodes — Calicium sphaerocephallum. ИБД-19; СФР: 7 Pa, 26 BK, 40 AK, 13 Us, 7 IK, 7 SK.
10*C. Hypogymnia physodes — Cladonia cenotea — Chaenotheca trichialis. СФР: 12 Pa, 12 Cl, 12 BK, 25 IK, 12 Us, 12 AK, 12 SK.

Фрагменты синузий отражают единичные случаи проникновения кладоний вверх по стволам (10) и листоватых лишайников на корневые лапы (8).

Синузии лишайников на липе. Основное число представителей этой древесной породы относится к III ярусу древостоя, но отдельные деревья выходят во II ярус. Диаметр стволов последних (на высоте груди) 16—24 см. В двух исследованных горизонтах на липе встречены следующие лишайниковые эндостратосинузии:

11K. Graphis scripta — Pyrenula nitida. ИБД-17; СФР: 50 IK, 33 AK, 17 SK.
12K. Graphis scripta — Peltigera aphthosa. ИБД-20; СФР: 20 IK, 40 Pe, 20 AK, 20 SK.
13K. Cladonia coniocraea — Peltigera canina. ИБД-15; СФР: 28 Cl, 28 Pe, 14 IK, 14 AK, 14 SK.
14K. Cladonia coniocraea — Graphis scripta. ИБД-29; СФР: 28 Cl, 28 IK, 28 AK, 14 SK.
15*K. Cladonia coniocraea — Cetraria caperata — Graphis scripta. СФР: 25 Cl, 25 Pa, 25 IK, 25 AK.
16C. Buellia disciformis — Graphis scripta. ИБД-17; СФР: 66 AK, 17 IK, 17 SK.
17C. Hypogymnia physodes — Buellia disciformis. ИБД-24; СФР: 15 Pa, 55 AK, 20 IK, 5 SK, 5 Ra.
18C. Hypogymnia physodes — Cladonia coniocraea — Pertusaria globulifera. ИБД-30; СФР: 20 Pa, 10 Cl, 35 AK, 20 IK, 5 SK, 5 Us, 5 Ra.
19*S. Hypogymnia physodes — Lobaria pulmonaria — Buellia disciformis. СФР: 20 Pa, 10 Pe, 40 AK, 10 IK, 10 SK, 10 Ra.

На липах заметны синузии с лишайниками формы роста Pe. Наиболее часто встречается син. 17C — сочетание листоватых и корковых видов с кустистыми лишайниками.

Синузии лишайников на клене *Acer platanoides* L. Клен участвует в сложении II и III ярусов, однако средообразующая роль его незначительна. В основном эта порода представлена низкорослыми экземплярами, на которых встречены лихеносинузии:

20*K. Lepraria aeruginosa.
21*K. Lecidea melancheima — Opegrapha subsiderella. СФР: 25 AK, 50 IK, 25 SK.
22*K Bacidia chlorococca — Peltigera canina. СФР: 50 SK, 25 Pe, 25 AK.
23*K. Cladonia coniocraea — Peltigera aphthosa — Bacidia affins. СФР: 25 Cl, 25 Pe, 25 AK, 25 SK.
24*K. Lobaria pulmonaria.
25C. Biatora sylvana — Phlyctis agelara. ИБД-33: СФР: 50 AK, 50 SK.
26C. Parmelia sulcata — Pertusaria globulifera. ИБД-25; СФР: 13 Pa, 66 AK, 7 IK, 7 SK, 7 Ra.

Синузии лишайников на рябине *Sorbus aucuparia* L. Рябина часто растет вместе с молодняком липы. Средний диаметр стволов 4 см, высота 3—5 м, на них представлены синузии:

27*K. Lepraria aeruginosa.
28K. Pertusaria amara — Peltigera malacea. СФР: 50 AK, 50 Pe.
29*K. Cladonia coniocraea — Peltigera aphthosa. СФР: 50 Cl, 50 Pe.
30*C. Biatora sylvana — Lepraria aeruginosa. СФР: 50 AK, 25 SK, 25 IK.
31*S. Lobaria pulmonaria — Bacidia chlorococca. СФР: 33 Pe, 33 SK, 33 AK.

32*С. Parmelia sulcata — Lobaria pulmonaria. СФР: 33 Pa, 17 Pe, 33 AK, 8 IK, 8 SK.
33С. Parmelia sulcata — Pertusaria amara. ИБД-19; СФР: 25 Pa, 55 AK, 7 IK, 7 Ra, 7 SK.

Синузии лишайников на осине. Осина на участке представлена как купами из нескольких крупных деревьев, так и единичными экземплярами среди елей и пихт. Основания деревьев сильно заросли мхами. На этой породе до высоты 2 м выявлены лихеносинузии:

34К. Buellia punctata — Lecanora subrugosa. ИБД-17; СФР: 84 AK, 16 IK.
35К. Peltigera aphthosa — Biatora minuta. ИБД-25; СФР: 17 Pe, 50 AK, 33 SK.
36С. Pertusaria globulifera — Bacidia affins. ИБД-23; СФР: 85 AK, 15 SK.

Синузии лишайников на пнях. Почти все обследованные пни — остатки сломанных пихт. На них встречены синузии:

37К. Cladonia coniocraea — Coniocybe furfuracea. ИБД-43; СФР: 14 Cl, 28 BK, 14 AK, 14 IK.
38К. Cladonia coniocraea.
39К. Cladonia coniocraea — Cladonia fimbriata. СФР: 100 Cl.
40*К. Cladonia coniocraea — Peltigera aphthosa. СФР: 50 Cl, 50 Pe.
41*К. Peltigera aphthosa.

Эти эндостратосинузии и их фрагменты отражают различные стадии разрушенности пней. Наиболее сохранившимся соответствует син. 37К.

По сравнению с предыдущим типом леса здесь в сложении синузий, приуроченных к основаниям стволов, большее значение имеют кладонии, так как радиационный режим в данном типе благоприятнее. Заметно участие группировок с лишайниками формы роста Pe.

Анализ лихеносинузий изученных типов приводит нас к выводу, что даже при сходстве флоры лишайников того или иного форофита, произрастающего на участках, относящихся к разным типам лесных биогеоценозов, состав образуемых лишайниками на этой породе эндостратосинузий специфичен в каждом типе. Наблюдаемый иногда факт встречаемости сходной растительной комбинации на одной породе в нескольких типах леса отнюдь не свидетельствует о том, что она не испытывает влияния типа. Воздействие последнего проявляется и в разной степени развития формирующих группировку растений, и в неодинаковой роли этой группировки в различных типах лесных биогеоценозов. Таким образом, состав эпифитных лихеносинузий отражает особенности типа леса и подтверждает мнение многих исследователей (Юницкий, 1909; Викторов, 1956, 1960; Горбач, 1965; Трасс, 1966; Klement, 1951; Beschel, 1954, 1957; Follmann, 1961, и др.) о лишайниках как сравнительно надежных индикаторах экологических условий. Индикационное значение лишайников — предпосылка для использования формируемых ими группировок с целью познания особенностей процессов аккумуляции и трансформации энергии в биогеоценозах.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1935). Объяснительная записка к геоботаническим картам б. Нижегородской губ. — Бязров Л. Г. (1968). Программа и методика стационарного изучения синузий эпифитных лишайников в биогеоценозах широколиственно-еловых лесов. В сб.: Материалы III Закавказской конференции по споровым растениям. — Бязров Л. Г. (1969). Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья. Бот. журн., 54, 2. — Бяллович Ю. П. (1960). Биогеоценотические горизонты. Тр. МОИП, отд. биолог., 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Викторов С. В. (1956). Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне. Вестн. МГУ, 5. — Викторов С. В. (1960). Лишайники пустыни Устюрт и их связь с некоторыми свойствами почвы и горных пород. Вопросы индикационной геоботаники. — Воронов А. Г. (1963). Геоботаника. — Горбач Н. В. (1965). К вопросу о индикаторной роли лишайников в лесных сообществах. В сб.: Проблемы изучения грибов и лишайников. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Дылис Н. В. (1968). Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение. Ботаника, 10, Минск. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. — Дылис Н. В., А. И. Уткин, И. М. Успенская. (1964). О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 4. — Дылис Н. В., В. Г. Карпов, Ю. Л. Цельникер. (1966). Изучение растительности как компонента биогеоценоза. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — Жадовский А. Е. (1928). Растительность северной половины Семеновского уезда. Производительные силы Нижегородской губ., 9. — Кац Н. Я. (1928). Растительность правобережья Красно-Баковского уезда. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г., 4. — (Корчагин А. А.) Korchagin A. A. (1964). Synusial structure of forest communities. X Intern. Bot. Congress. Abstracts of papers. — Корчагин А. А. (1968). Некоторые важнейшие современные задачи изучения растительных сообществ. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Лавренко Е. М. (1968). Краткая общая программа изучения биогеоценозов. Бот. журн., 53, 12. — Лавренко Е. М. и Н. В. Дылис. (1968). Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Бот. журн., 53, 2. — Макаревич М. Ф. (1968). Зональный географический элемент как основа географического анализа. В сб.: Материалы III Закавказской конференции по споровым растениям. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. — Мартин Ю. Л. (1968). О применении коэффициента агрессивности для характеристики межвидовых отношений в лишайниковых синузиях. Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных УФ АН СССР за 1967 г. Ботаника. — Петровский В. В. (1960). О структурных элементах фитоценозов. Бот. журн., 45, 3. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рассадина К. А. (1930). О лишайниках б. Петергофского уезда Петербургской губ. Тр. Бот. музея АН СССР, 22. — Растительный покров СССР. (1956). Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» масштаба 1 : 4 000 000. I. — Рафес П. М. (1968). Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. — Савич В. П. (1909). Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губ. к прилегающей части Эстляндской. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 50, 2. — Скуфьин К. В. (1966). К изучению энтомофагов в составе настволыных синузий в лесных биоценозах окрестностей г. Воронежа. В сб.: Биологические методы борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства и карантинными сорняками. — Станков С. С. (1929). Растительность юго-западного правобережья Ветлужского уезда. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г., 4. — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Трасс Х. Х. (1965). Лишайниковые синузии как компоненты биогеоценозов (экосистем). В сб.: Проблемы изучения грибов и лишайников. — Трасс Х. Х. (1966). Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников. Уч. зап. Латв. унив., 74. — Трасс Х. Х. (1968). Анализ лихенофлоры Эстонии. Автореф. диссерт., Тарту. — Уткин А. И. и Н. В. Дылис. (1966). Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 6. — Уткин А. И., Л. Г. Бязров, Н. В. Дылис, О. Н. Солнцева. (1969). Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеогоризонтов в лесных биогеоценозах. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 1. — Фокин А. Д. (1929). Краткий очерк растительности Вятского края. В сб.: Вятский край. — Чистяков А. Р. и А. К. Денисов. (1959). Типы лесов Марийской АССР и сопредельных районов. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Юницкий А. (1909). О значении в лесоводстве лихенологии и коллектировании лишайников в связи с производством лихенологических наблюдений. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Barkman J. J. (1958). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. — Beschel R. (1954). Growth of lichens a matematical indicator of climate (lichenometry). Rapp. et communit. 8 Intern. Bot. Congr., Paris, sect. 7—8 : 148. — Beschel R. (1957). A project to use lichens as indicators of climate and time. Arctic (Ottawa), 10, 1. — Clauzade G., Y. Rondon. (1966). Types morphologiques et types biologiques ches les lichens. Bull. Soc. Bot. France, 113, Mem., 61—71. — Du Rietz G. E. (1932). Vegetationsforschung auf sozialanalytische Grundlage. Handbuch biol. Arbeitsmeth., II, 4 : 273—480. — Follmann G. (1961). Lichenometrische Altersbestimmungen an vorchristlichen Steinsetzungen der polynesischen Osterinsel. Naturwiss., 48, 19. — Hale M. E. (1952). Vertical distribution of cryptogams in a Virgin forests in Wiskonsin. Ecology, 33, 3. — Hosokawa T. (1953). On the nomenclature of aerosynusiae. Proc. 7 Intern. Bot. Congr. Stockholm, 1950 : 691—694. — Klement O. (1951). Der ökologische Zeigerwert der Flechten in der Forstwirtschaft. Forstarchiv, 22, 9/10. — Klement O. (1955). Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repert., Beihefte 135 : 5—194. — Koskinen A. (1955). Über die Kryptogamen der Bäume, besonders die Flechten. — Lippmaa T. (1935). Une analyse des forêts de l'île estonienne d'Abruka (Abro) sur la base des assoziations unistrates. Acta Instit. Hort. Univ. Tart., 4 (1/2) 1934. — Mattick F. (1951). Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten. Engler's Bot. Jahrb., 75, 3. — Omura M., Y. Nishihara a. T. Hosokawa. (1954). On the epiphyte communities of lichens in beech forests of Mt. Hiko in Japan. Rapp. et communit. 8 Intern. Bot. Congr. Paris, sect. 14, 15 et 16 : 106.

Лаборатория Монгольской экспедиции
Ботанического института
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 23 II 1970).

SUMMARY

Synusia of epiphytic lichens were studied in two types of broadleaved-dark coniferous forests in the north-west of the Mari A. S. S. R. Homogeneous, spatially isolated groups of epiphytes with their own micro-environment and with the animals inhabiting them, developing on the same phorophyte and within the same stratum correspond to the lowest rank of biogeocoenotic synusia, the endostratosynusia. In the two strata studied, the tree-bases stratum and the trunk stratum up to the height of 2 metres, 34 and 41 lichen endostratosynusia were distinguished on tree trunks in Abiegno-Piceetum urticoso-oxalidosum and in Piceeto-Abiegnetum filoso-aegopodioso-oxalidosum respectively. The composition of synusia formed in each of these forest types by epiphytic lichens is specific.

УДК 582.001.4 : 582.273(265)

В. Ф. Макиенко

К СИСТЕМАТИКЕ ВИДОВ *AHNFELTIA* FRIES ИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ СССР

С 3 рисунками и 2 таблицами рисунков

V. F. MAKIYENKO. A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE SPECIES OF *AHNFELTIA* FROM THE FAR-EASTERN SEAS OF THE U. S. S. R.

На основе сравнительного морфолого-анатомического исследования проводится ревизия рода. Установлено, что *A. plicata* в районе исследования является сборным видом, который представлен тремя самостоятельными видами: *A. plicata* (Huds.) Fr., *A. fastigiata* (Post. et Rupr.) Mak. и *A. tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Mak. Делается вывод о необходимости полного пересмотра таксономического положения всех видов этого рода.

В водорослевой флоре морей, омывающих берега Советского Союза, для рода *Ahnfeltia* Fries указываются два вида — *A. plicata* (Huds.) Fr. и *A. paradoxa* (Suring.) Okam. Последний вид упоминается в одной из работ В. Б. Возжинской (1960) по водорослям дальневосточных морей. В последующие годы этот вид никем не был встречен, и существование его в дальневосточной флоре сомнительно. К тому же исследованные нами образцы из Японии ставят под сомнение принадлежность этого вида к роду *Ahnfeltia*.

Анфельция складчатая *A. plicata* (Huds.) Fr. — широко распространенный в северной половине Атлантического и Тихого океанов вид, издавна привлекавший внимание исследователей. Тем не менее тонкости структуры анфельции до конца еще не исследованы. Очень изменчив внешний облик этой водоросли, широко варьируют величина куста, толщина слоевища, его ветвление, а также некоторые детали анатомического строения. Поэтому, начиная с 1835 г., когда этот вид был описан Фризом (Fries), различными исследователями был установлен целый ряд вариететов и форм, которые в последующих публикациях принимались или же отвергались и заменялись новыми.

Автор данной статьи обработал большой материал из различных мест дальневосточных морей: из залива Петра Великого (Японское море), Татарского пролива, Охотского, Берингова и Чукотского морей, с о-вов: Сахалин, Кунашир и Шикотан; просмотрен хранящийся в гербарии Ботанического института АН СССР материал из северных морей СССР и некоторых мест Атлантического и Тихого океанов.

Прежде всего необходимо отметить, что анфельция на Дальнем Востоке представлена 2 биологическими формами — прикрепленной и неприкрепленной.

Еще в 1932 г. японские исследователи Канно и Матсубара (Kanno et Matsubara) обратили внимание на отличие неприкрепленной формы из озера Тобути (лагуна Буссе, о. Сахалин) от *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. и описали ее как *A. plicata* var. *tobuchiensis* Kanno et Matsubara. Работа эта, к сожалению, оказалась для нас недоступной, краткое описание вариетета нам известно по работам Нагаи (Nagai, 1941), Токида (Tokida, 1954) и Миками (Mikami, 1965). Г. И. Гайл (1936), несколькими годами позже Канно и Матсубара, изучая неприкрепленную форму анфельции из залива Петра Великого, отметил ряд особенностей структуры, отличающих ее от прикрепленной анфельции, и описал новую форму *A. plicata* f. *setosa* Gail.

Нами были обработаны образцы *A. plicata* var. *tobuchiensis* из лагуны Буссе, *A. plicata* f. *setosa* из залива Петра Великого и неприкрепленной формы из залива Измены (о. Кунашир). В результате мы пришли к выводу, что весь материал представлен одной и той же формой.

Неприкрепленная форма образует пласты на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубине от 2—3 до 20—30 м, кусты 7—10 см выс., тонкое цилиндрическое слоевище 250—400 μ толщ., ветвится чаще дихотомически, но дихотомия в нижней части куста часто нарушается обильно растущими боковыми веточками, иногда в виде щеток. Вершинки розового цвета, ниже цвет слоевища становится более темным до черного (табл. I, *3*. См. вклейку в конце журнала).

ТАБЛИЦА 1

Размеры клеток у неприкрепленной формы дальневосточной анфельции из различных районов обитания

Размеры клеток	О. Сахалин	О. Кунашир	О. Шикотан	Японское море			
	лагуна Буссе	залив Измены	бухта Дельфин	бухта Троица	бухта Манчжур	бухта Перевозная	пролив Старка
Максимальная длина клеток (в μ)	110—150	100—125	100—130	100—150	85—110	80—120	100—150
Максимальная ширина клеток (в μ)	8—10.5	8—10	8—11	8—13	8—10.5	8—10.5	8—10.5
Отношение длины клеток к их ширине	13.3	13	12.8	12.1	10.8	11.4	12.7

Продольные и поперечные срезы в различных местах слоевища неприкрепленной анфельции показывают, что водоросль построена по фонтанному типу и образована длинными узкими клетками, расположенными прямыми продольными рядами. Наиболее крупные клетки, достигающие длины 80—150 μ, при ширине 8—10 μ расположены в центре слоевища. Они имеют вид узких длинных цилиндров с закругленными концами (рис. 1, *3*), длина которых превышает ширину в 10—13 раз (табл. 1). По мере отклонения клеточных нитей к поверхности слоевища клетки укорачиваются. Коровой слой образован короткими дихотомически ветвящимися клеточными нитями, состоящими из 4—5 мелких кубических клеток 2.5—3 μ диам. Нити коры являются продолжением слабо ветвящихся нитей центрального цилиндра.

Продольный срез вершинки слоевища с конусом нарастания показывает, что сверху конус прикрыт толстым (до 6 μ) слоем кутикулы, под которым лежат плотно расположенные нити меристемы, состоящие из 10—11 мелких (2.5×4 μ) клеток. Ниже расположена зона роста, в которой клетки плавно, но довольно быстро увеличиваются в размерах и дают ответвления к периферии, образуя подкоровой слой и кору из мелких клеток.

Рост слоевища идет с периодическими остановками. После периода покоя только 4—5 конечных клеток нитей апикальной меристемы начинают активно делиться, отчленяя вниз клетки центрального цилиндра, нижележащие же 5—6 клеток меристемы после покоя больше не растут и остаются в том виде, какими были в момент остановки роста слоевища, оставляя хорошо видимый на продольном срезе след в виде мелкоклеточного конуса, подобного верхушечному, но состоящего из меньшего количества (5—6) клеток в вертикальных рядах. От верхней части такого внутреннего конуса клетки расходятся веерообразно, постепенно увеличиваясь и отклоняясь к коре (табл. I, *4*). Повторяются мелкоклеточные конусы не реже, чем через 6—7 мм, создавая впечатление «членистости», отмеченной еще Гайлом (1936, рис. 1). На верхних более светлых частях слоевища границы между «члениками» просматриваются в виде поперечных темных полосок. Ниже по слоевищу в месте расположения мелкоклеточных конусов часто имеется разрастание слоевища, особенно коры, хорошо заметное невооруженным глазом.

Наблюдения показывают, что мелкоклеточные конусы обычно связаны с разветвлением слоевища: если прирост заканчивался вилочкой на вершинке, то конусы расположены выше разветвления; если перед остановкой роста вершинка не раздвоилась, то новый прирост зачастую начинается с разветвления, и тогда конус виден под развилкой; иногда же раздвоения вершинки так и не происходит и тогда конусы располагаются один над другим (рис. 1, *2*).

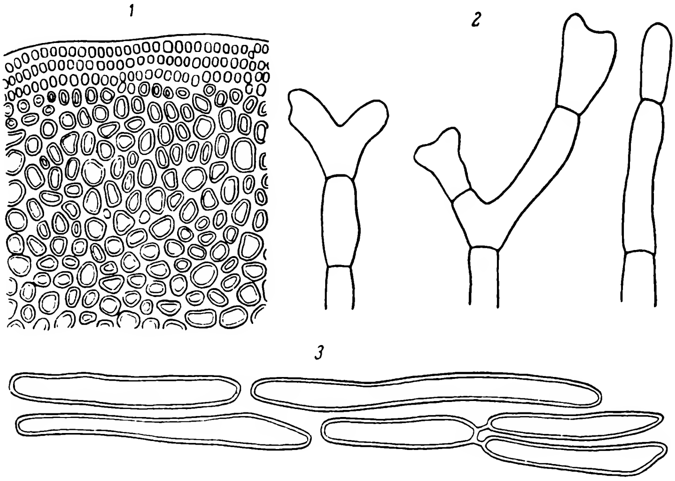


Рис. 1. *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Makijenko.

1 — поперечный срез слоевища, *2* — расположение мелкоклеточных конусов на верхних сегментах, *3* — клетки центральной части слоевища.

Мелкоклеточные конусы являются ярким отличительным признаком анатомической структуры анфельции как неприкрепленной, так и прикрепленной, и странно, что Розенвинге (Rosenvinge, 1931), подробно исследовавший структуру *Ahnfeltia plicata*, не заметил этой особенности. О. С. Зверева (1938) детально исследовала беломорскую анфельцию. Описанные ею «границы между члениками с законченным ростом в длину» (стр. 9, 10), а особенно рисунок на стр. 21 в этой же работе свидетельствуют о том, что Зверева видела мелкоклеточные конусы, однако не обратила внимания на то, что эти образования характерны для *A. plicata*.

Прикрепленная дальневосточная анфельция *A. plicata* (Huds.) Fr. имеет вид жестких кустиков, прикрепляющихся к грунту маленькой дисковидной подошвой 0.3—0.5 мм толщ., состоящей из плотно соединенных кубических клеток 3—6 μ диам., от которой поднимаются 20 и более вертикальных побегов высотой до 15 см. Толщина слоевища у основания 0.5—1 мм, выше она неравномерно уменьшается. Вершинки закругленные, розового цвета, плавно переходящие в более темноокрашенную нижнюю часть слоевища. Ветвление неправильное, вершинки обычно вильчатые, обильны боковые ответвления, иногда в виде щеток (табл. II, *1*).

Слоевище построено по тому же типу, что и у неприкрепленной анфельции, однако клеточные нити внутри слоевища располагаются не прямыми, а слегка извилистыми рядами. Форма клеток не строго цилиндрическая, а с более широкими и узкими местами на протяжении очень длинных клеток (рис. 2, *3*). В центральной части слоевища длина клеток 350—660 (800) μ, ширина 8—19 μ. Длина клеток превышает их ширину в 29—40 раз. Такие же размеры клеток (780 μ дл.) отмечал Розенвинге (1931 б, стр. 557) у балтийской анфельции. Миками (1965) приводит для *A. plicata* очень небольшие размеры клеток: длина 15—40 μ и ширина 4.5—6 μ. Вероятно, его продольные срезы были сделаны не по центру слоевища анфельции, а прошли в подкоровом слое. Прикрепленная анфельция значительно отличается от неприкрепленной по длине клеток и по отношению длины клеток к их ширине (табл. 1 и 2).

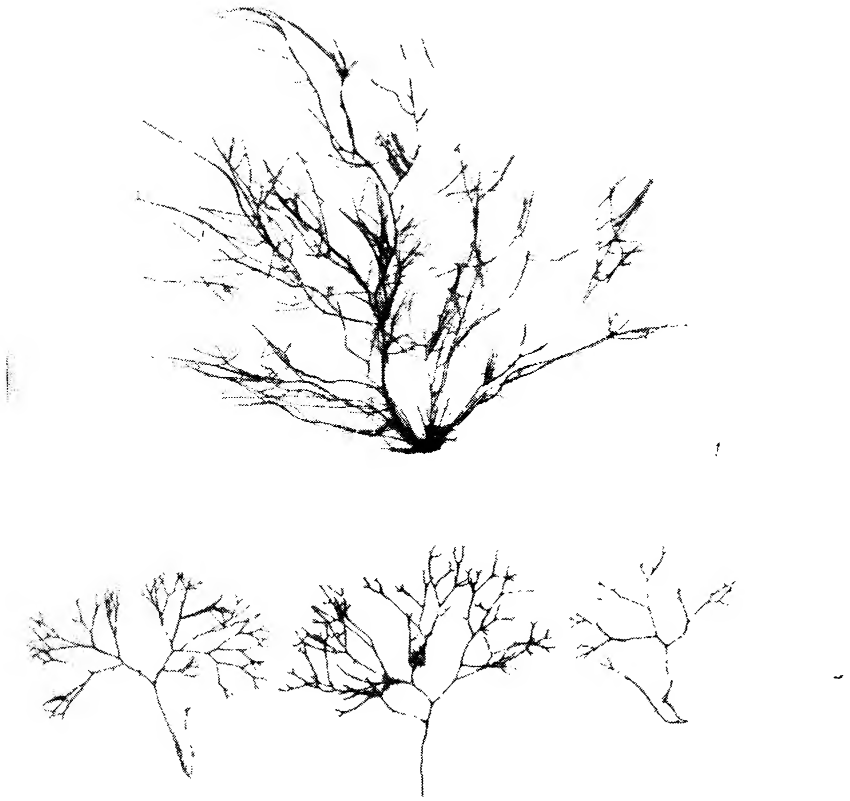


Таблица II

1 — *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. ($^{2}/_{3}$ натур. вел.) из залива Де-Кастри, *2* — *Ahnfeltia fastigiata* (Post. et Rupr.) Makijenko ($^{2}/_{3}$ натур. вел.).

На продольном срезе слоевища можно видеть мелкоклеточные конусы, описанные выше для неприкрепленной анфельции, которые расположены друг от друга на расстоянии от нескольких миллиметров до 5—6 (8) см. У прикрепленной формы мелкоклеточные конусы, свидетельствующие об остановке роста, встречаются гораздо реже, чем у неприкрепленной. Это происходит по той причине, что прикрепленной анфельции свойствен гораздо более интенсивный рост, и остановки случаются значительно реже.

Отличительным признаком прикрепленной анфельции является слоистость коры (рис. 2, *1*, *2*). Слои на поперечном срезе имеют вид колец

ТАБЛИЦА 2

Размеры клеток у прикрепленной формы дальневосточной анфельции из различных районов обитания

Размеры клеток	Охотское море		О. Сахалин, пост. Дуэ	О. Кунашир
	Шантарские о-ва	губа Мамга		
Максимальная длина клеток (в μ)	290—500	200—380	320—560	420—660
Максимальная ширина клеток (в μ)	8—13	8—13	8—16	8—14
Отношение длины клеток к их ширине	36	33	34.5	39.8

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Размеры клеток	Татарский пролив, залив Де-Кастри	Японское море		
		Терней	бухта Ольга	Уссурийский залив, мыс Басаргин
Максимальная длина клеток (в μ)	380—550	280—385	350—800	280—360
Максимальная ширина клеток (в μ)	8—17	7—9.5	8—13	8—13
Отношение длины клеток к их ширине	30	34.7	39	30

20—40 μ шир., полных или чаще занимающих лишь часть окружности коры и состоящих из 5—6 или 11—12 рядов мелких, чуть вытянутых в радиальном направлении клеток 2.5—3 μ шир. и 3—5 μ дл. Границы между слоями просматриваются в виде тонкого светлого слоя неклеточного вещества.

Срезы, сделанные на различных уровнях слоевища, показывают, что количество слоев уменьшается от подошвы к верхушке: от 8—9 в нижних частях слоевища до 1 в верхних веточках. Молодые верхние сегменты всегда имеют только 1 слой коры, на это же обращала внимание и Зверева (1938).

Слоистость коры *A. plicata* была замечена всеми исследователями, занимавшимися ее изучением. Причина появления коровых слоев объясняется по-разному: Ёнсон (Jönsson, 1891) говорит о том, что слои являются годичными образованиями и служат показателями прироста водоросли; Принтц (Printz, 1926) считает число слоев показателем количества лет, прожитых водорослью; Розенвинге (Rosenvinge, 1931a) подвергает сомнению точку зрения о годичном наслоении коры, не обнаружив строгой закономерности в уменьшении числа слоев от подошвы к вершинке; Грегори (Gregory, 1934) вообще не связывает увеличение числа слоев с возрастом водоросли, а считает, что слои коры являются результатом действия бурного моря.

По нашим наблюдениям строгой закономерности, действительно, нет, однако сохраняется тенденция к уменьшению числа слоев по мере приближения к вершинке куста и на верхних веточках никогда не бывает дополнительных слоев коры. Таким образом, хотя по числу коровых слоев и трудно судить о количестве лет водоросли так, как это можно сделать у *Dycotyledonae,* тем не менее слоистость коры — это возрастной признак анфельции. Этой же точки зрения придерживалась и Зверева (1938).

Уменьшение числа слоев коры иногда бывает заметно на уровне мелкоклеточного конуса (рис. 2, *4*). Связь между собою этих двух особенностей анатомической структуры анфельции может служить подтверждением нашего мнения о том, что мелкоклеточные конусы являются следами периодической остановки роста слоевища.

Размножается прикрепленная анфельция с помощью моноспор, развивающихся в нематециях. Нематеции полушаровидной формы располагаются на молодых веточках верхних разветвлений, достигают высоты 200—600 μ и состоят из 1—5 слоев нематециальных нитей. Нити каждого слоя расходятся веерообразно и образованы 8—12 мелкими клетками 5—7 μ дл. и 3—5 μ шир. Нити верхнего слоя состоят из более крупных клеток, 7—14 μ дл. и 4—5.5 μ шир. На вершине нитей развиваются овальные моноспоры, 14—21×5.5—11 μ (рис. 3). Розенвинге (1931а) и Грегори (1934) приводят меньшие размеры спор — 8.5 и 7.2 μ соответственно.

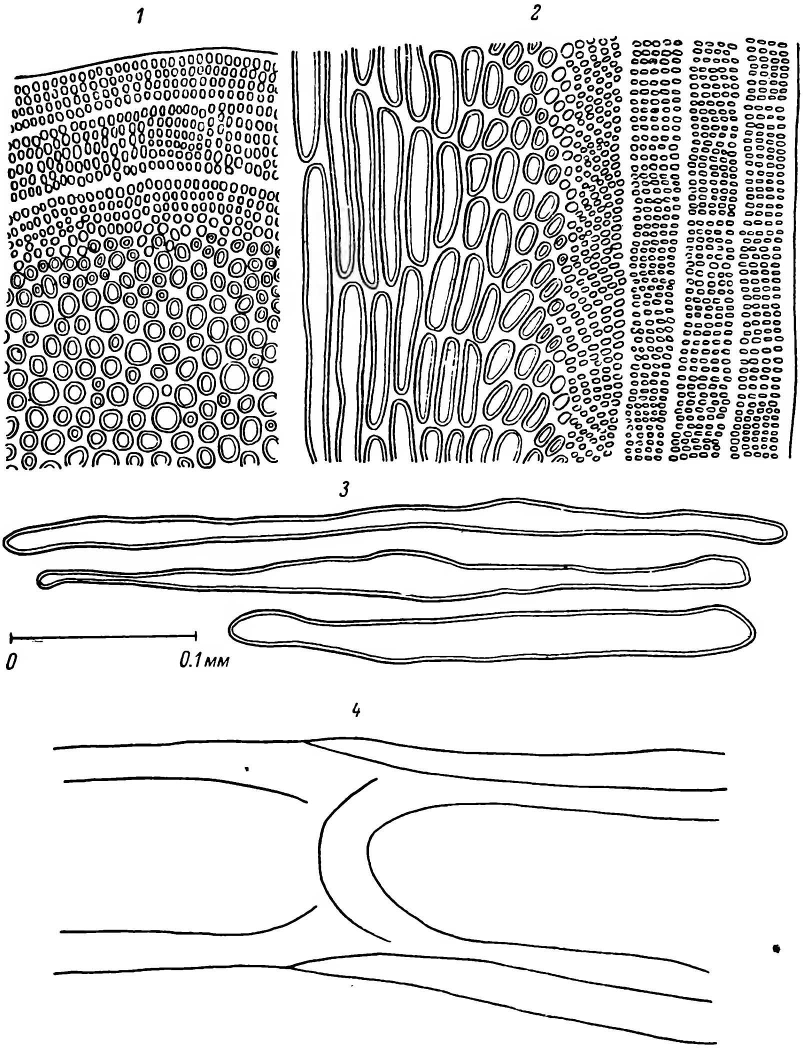


Рис. 2. *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr.

1 — поперечный срез слоевища, *2* — продольный срез слоевища, *3* — клетки центральной части слоевища, *4* — схема взаимосвязи мелкоклеточного конуса и коровых слоев.

Грегори считает, что нематеции являются многолетними (до 4 лет) образованиями с ежегодно нарастающими слоями. Вряд ли с этим можно согласиться, так как нематеции, как правило, располагаются на молодой веточке с одним слоем коры, т. е. одногодичной, на расстоянии от 1 мм до 1—2 см от вершинки и тем не менее могут быть слоистыми. Слоистость нематеция можно объяснить тем, что он продуцирует моноспоры несколько раз за сезон. После первого освобождения моноспор вырастает новый нематециальный слой, дающий новую серию моноспор. Нам приходилось наблюдать моноспоры как у нематеция, состоящего всего лишь из одного слоя и едва заметного на поверхности слоевища, так и у 4—5-слойного, полностью объемлющего веточку.

Зарождение нематеция до сих пор точно не известно. Грегори предполагала, что нематеции образуются из поверхностных клеток коры, однако остается неясным, что служит толчком к развитию нематеция и почему у анфельции нет полового размножения, хотя описаны мужские половые клетки (Грегори, 1934 : 547).

У ряда нематецненесущих экземпляров анфельции из дальневосточных морей нами была замечена следующая особенность анатомической структуры: на продольном срезе слоевища под нематецием, а иногда выше или ниже, видны крупные (40—80×60—90 μ) полости, заполненные мелкими клетками разнообразной формы и величины 5—10×10—20 μ (табл. 1, *5*). Между клетками просматриваются первичные поровые связи. Природа этих клеток пока не ясна. Можно предположить, что эти гроздевидные клеточные нити — нити гонимобласта, которые и служат толчком к развитию нематеция на поверхности слоевища.

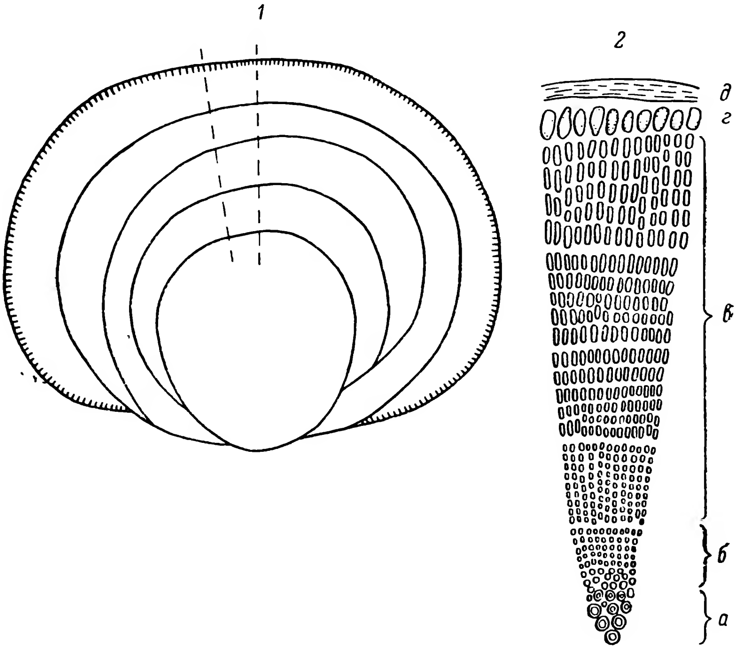


Рис. 3. *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr.

1 — схема поперечного среза нематеция, 2 — участок нематеция при большом увеличении: *а* — клетки слоевища, *б* — кора, *в* — нематециальные слои, *г* — моноспоры, *д* — кутикула.

В северной части Тихого океана встречается прикрепленная анфельция, несколько отличающаяся от *A. plicata* (Huds.) Fr. Она была описана Постельсом и Рупрехтом (1840) как *Gigartina fastigiata* Postels et Ruprecht по образцам, собранным Кастальским на о. Ситха. Это прикрепленная анфельция, образующая густые неспутанные кусты и имеющая почти правильное дихотомическое ветвление и вильчатые вершинки, оканчивающиеся на одном уровне. У основания верхних коротких вилочек располагаются многочисленные нематеции со зрелыми моноспорами 14—23×4—6.5 μ. На срезах нижней части слоевища видны слои коры, выраженные менее четко, чем у *A. plicata;* на продольных срезах можно обнаружить мелкоклеточные конусы, расположенные на еще большем расстоянии, чем у *A. plicata* (через 5—10 см). Клетки центральной части слоевища значительно короче, чем у вышеописанных образцов *A. plicata* из Японского и Охотского морей: 180—230 μ дл. и 8—14.5 μ шир. Отношение длины клеток к ширине равно 17—20. К этому же типу дихотомических равновершинных анфельций относятся образцы: сборы Вознесенского у о. Уналашка, описанные Рупрехтом как

Gymnogongrus fastigiatus var. *crassior* Ruprecht (1850); *Gymnogongrus filiformis* Kg. (in Hohenacker, 1860, № 376), отнесенный позже Скотсбергом к *A. plicata* (Huds.) Fr. (Skottsberg, 1923 : 10); сборы Кузмичева в 1826 г. у о-вов Прибылова, Вознесенского в 1847 г. с побережья Калифорнии и в 1848 г. с Камчатки (порт Петропавловск), а также хранящиеся в гербарии БИН АН СССР как *A. plicata* (Huds.) Fr. калифорнийские образцы из сборов Гарднера (Gardner) 1926 г. и Фан (Fan) 1959 г. и наши сборы 1965 г. с о. Кунашир. Анфельция с о. Кунашир (табл. II, *2*; табл. I, *1*, *2*) — это маленькая (до 5 см выс.), тонкая (0.3—0.4 мм толщ.), строго дихотомически ветвящаяся анфельция. Слоевище у нее округлое или слегка сдавленное на поперечном срезе, дополнительных слоев коры нет на всем протяжении слоевища, мелкоклеточные конусы редки. Клетки центральной части слоевища до 260 μ дл., но более широкие—11—24 (до 30) μ, заполненные густым зернистым содержимым. Отношение длины клеток к их ширине равно 22. На верхних веточках обнаружены маленькие нематеции без зрелых спор.

Как показало изучение вышеперечисленных образцов, дальневосточные анфельции, относимые ранее к виду *A. plicata* (прикрепленные и неприкрепленные), значительно различаются по величине слоевища, ветвлению и по ряду анатомических признаков. Для того чтобы определить значимость этих отличий, нами проведено дополнительное исследование многочисленных образцов анфельции из других морей: с побережий Англии, откуда был описан тип вида, Франции, Дании, северных побережий СССР и из некоторых районов южного полушария. Наиболее детально были изучены беломорские и балтийские анфельции, поскольку в этих морях, так же как и на Дальнем Востоке, представлены прикрепленные и неприкрепленные формы этой водоросли.

В Белом море эти 2 биологические формы растут рядом, в одних и тех же условиях и совершенно не отличаются друг от друга по морфолого-анатомической структуре: толщина слоевища у них до 1 мм в нижней части куста, выше неравномерно уменьшается. Кора слоистая, мелкоклеточные конусы у обеих форм редки, в центре слоевища клетки имеют 250—430 μ дл. и 8—13 μ шир. Отношение длины клеток к их ширине равно 29. Единственное их отличие — отсутствие нематециев у неприкрепленной формы. В нижней части куста последней встречаются многочисленные бугристые разрастания коры, вероятно, галлы (Chemin, 1930), иногда ошибочно принимаемые за нематеции.

В Балтийском море отмечены 3 различные формы анфельции. Одна из них, *A. plicata* (Huds.) Fr., подробно исследовалась Розенвинге (1931). Как показали наши исследования образцов из сборов Розенвинге, по анатомической структуре и по внешнему виду эта анфельция не отличается от прикрепленной анфельции из Японского и Охотского морей.

Вторая форма, кратко рассматриваемая в одной из работ Розенвинге (1931б : 568), *A. plicata* f. *tenuior* Lyngbye — неприкрепленная форма, она изучалась нами по образцу из сборов Хофман Банга (Hofmann Bang). Это очень мелкая форма, до 2 см выс. и 160 μ толщ. Кора, как и у неприкрепленной дальневосточной анфельции, однослойная, коровые нити состоят из 4—5 рядов клеток 2—3×3—4 μ. В центральной части слоевища клетки достигают 200—280 μ дл. и 8—13 μ шир. На продольном срезе видны мелкоклеточные конусы, частоту которых из-за недостатка и плохого состояния материала нам не удалось проследить. Органов размножения не обнаружено.

Третья форма *A. plicata* f. *tenuis* Ag. по внешнему виду напоминает спутанные кустики неприкрепленной дальневосточной анфельции, только она еще более тонкая (толщ. 220—340 μ), анатомическое же строение ее такое же, как у прикрепленной анфельции: кора слоистая в нижней части куста (3—4 слоя), мелкоклеточные конусы редки, в центральной части слоевища клетки до 270 μ дл. и 8—13 μ шир. Образцы стерильные. Прикрепленная это или неприкрепленная форма — неизвестно.

Все эти образцы анфельции (беломорские, балтийские и дальневосточные прикрепленные) отличаются друг от друга по толщине слоевища и ветвлению, но имеют одинаковое анатомическое строение за исключением *A. plicata* f. *tenuior.* Такое же строение имеют образцы из Англии и других мест Европы.

Подводя итоги изложенному выше, можно сделать следующие выводы.

1. Вид *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries по своему анатомическому строению распадается на 3 отчетливые группы. Для первой группы характерны четкая слоистость корового слоя, очень длинные клетки в центральной части слоевища, длина которых превышает ширину в 29—40 раз, редко расположенные мелкоклеточные конусы. Для второй группы — нечеткая слоистость корового слоя, довольно длинные клетки в центральной части слоевища, длина которых превышает ширину в 17—22 раза, редко расположенные мелкоклеточные конусы. Для третьей группы — полное отсутствие слоистости коры, относительно небольшие клетки в центральной части слоевища, длина которых превышает ширину в 10—13 раз, часто расположенные мелкоклеточные конусы.

2. Имеются также и некоторые морфологические отличия. Для первой и третьей групп характерно неправильное дихотомическое ветвление, для второй — правильная дихотомия и расположение вершин ветвей на одном уровне. Толщина слоевища значительно варьирует у первой группы, менее сильно — у второй и почти стабильна — у третьей. Для третьей группы характерна небольшая толщина и «членистость» слоевища.

3. Размножение посредством моноспор наблюдается у первой и второй группы, у третьей — только вегетативное размножение.

4. Все указанные различия в строении слоевища постоянны в пределах каждой группы. Эти различия выходят за пределы внутривидовой изменчивости, и поэтому мы можем рассматривать каждую группу как вполне самостоятельный вид. Различия между этими видами подтверждены математически.

Таким образом, все изученные нами образцы представляют следующие виды: *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries, широко распространенная в северной части Атлантического океана и вдоль северных и восточных берегов Азии; *A. fastigiata* (Post. et Rupr.) Makijenko comb. nov. — в северной части Тихого океана, на о. Кунашир и у побережья Калифорнии; *A. tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Makijenko comb. nov. распространена исключительно на Дальнем Востоке: в заливе Петра Великого (Японское море), в заливе Измены (о. Кунашир) и в лагуне Буссе (о. Сахалин).

Сравнительное изучение материала позволяет также сделать вывод относительно различий между 2 близкими родами: *Ahnfeltia* Fries и *Gymnogongrus* Mart., которые устанавливаются только при изучении продольных срезов слоевища. Род *Ahnfeltia* характеризуется наличием мелкоклеточных конусов, длинными узкими клетками в центральной части слоевища, длина которых превышает ширину в 10—40 раз, и вегетативным или бесполым размножением посредством моноспор. Половое размножение отсутствует. Род *Gymnogongrus* Mart. характеризуется полным отсутствием мелкоклеточных конусов, более короткими и широкими клетками центральной части слоевища, длина которых превышает ширину в 3—5 раз (макс. в 7 у *G. griffithsiae* Mart.) и половым или бесполым размножением посредством тетраспор.

Просмотренные нами образцы *Ahnfeltia paradoxa* (Suring.) Okam., *A. concinna* J. Ag., *A. gigartinoides* J. Ag., а также детально разобранные и описанные в работе Микамн (1965) *A. furcellata* Okam. и *A. yamadae* (Segawa) Mikami имеют анатомическое строение, способы размножения, развитие цистокарпа точно такие же, как у *Gymnogongrus.* Все эти виды не имеют ничего общего с родом *Ahnfeltia* и должны быть перенесены в род *Gymnogongrus.*

Ниже приводятся краткие диагнозы и синонимика исследованных дальневосточных видов анфельции.

1. *Ahnfeltia plicata* (Hudson) Fries

Fries, 1835 : 310; Гайл, 1936 : 116; 1949 : 60; Е. Зинова, 1930 г. : 108; 1938 : 52, рис. 3, с, d, е; 1940а : 65; 1940б : 208; 1952 : 92; 1954а : 292; 1954б : 343; Nagai, 1941 : 181; Ушаков, 1953 : 326; Tokida, 1954 : 175; А. Зинова, 1959 : 157. — *Fucus plicatus* Nudson, 1762 : 589; Gmelin, 1768 : 142, tab. 14, f. 2. — *Gigartina plicata* Lamouroux, 1813 : 48; Postees et Ruprecht, 1840 : 20; — *Gymnogongrus plicatus* Kützing, 1843 : 789; Ruprecht, 1850 : 143 (326); — *Gymnogongrus griffithsiae* Mart. в Е. Зинова, 1940б : 208 (pr. p.); 1941 : 130.

Слоевище до 15 см выс., 0.4—1 мм толщ. у основания, выше неравномерно утончается. Прикрепляется маленькой дисковидной подошвой. Ветви цилиндрические, дихотомически или неправильно ветвящиеся. Кора одно- или многослойная, до 8—9 слоев в нижней части слоевища, каждый слой состоит из 5—8-клеточных нитей, плотно соединенных друг с другом. Коровые клетки кубической формы, 3—3.5 μ в диам. В центральной части слоевище клетки 300—500 μ дл. (до 800 μ), 8—16 μ шир. расположены слегка извилистыми продольными рядами. Длина клеток превышает ширину в 29—40 раз. На продольном срезе . через 5—7 см повторяются мелкоклеточные конусы. Нематеции полушаровидные или шаровидные расположены на последних или предпоследних сегментах. Моноспоры овальные, 5—11×14—21 μ.

На камнях на глубине от 0 до 8—10 м.

Распространение: в СССР — Белое море, Югорский Шар, Карское и Чукотское моря, Берингово море (бухта Провидения), Охотское (Шантарские о-ва, губа Мамга, Нихта, устье р. Альдома), Японское (Терней, бухты Ольга и Владимир, залив Петра Великого), Татарский пролив, о. Кунашир (мыс Водопадный, Горячий Пляж); общее распростроение — о. Кергелен, Фолклендские о-ва, Чили, Магелланов пролив, Северное побережье Атлантического океана.

2. *Ahnfeltia fastigiata* (Post. et Rupr.) Makijenko comb. nov.

Gigartina fastigiata Postels et Ruprecht, 1840 : 20, 116. — *Gymnogongrus fastigiatus* var. *crassior* Ruprecht, 1850 : 134 (326); Setchell, 1899 : 593. — *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. in Skottsberg, 1923 : 10; Smith, 1944 : 271, pl. 64, figs. 2—3. — *Gymnogongrus filiformis* Kg., in Hohenacker, 1860, no 376; Kützing, 1869 : 25, tab. 68, figs. a, b.

Слоевище 5—10 см выс., 0.3—0.8 мм толщ. Прикрепляется маленькой дисковидной подошвой. Ветви цилиндрические или слегка сдавленные одинаковой толщины по всему слоевищу. Ветвление строго дихотомическое. Вершинки ветвей оканчиваются на одном уровне. Кора одно- или многослойная, но границы между слоями выражены недостаточно четко. Коровые нити такой ложно-однослойной коры насчитывают до 20 клеток кубической формы 3—3.5 μ в диам. В центральной части слоевища клетки до 260 μ дл., 8—14 μ шир. расположены прямыми рядами. Длина клеток превышает ширину в 17—22 раза. Мелкоклеточные конусы повторяются через 5—10 см. Нематеции полушаровидные или шаровидные, развиваются на верхних сегментах. Моноспоры овальные 4—6×14—23 μ.

На камнях на глубине до 4 м.

Распространение: в СССР — Камчатка (Петропавловск), о. Кунашир (мыс Водопадный); общее — о-ва Прибылова, Уналашка, Кадиак, Ситха, Калифорния.

3. *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Makijenko comb. nov.

Ahnfeltia plicata var. *tobuchiensis* Kanno et Matsubara, 1932 : 128; Nagai, 1941 : 182; Tokida et Ohmi, 1941 : 431; Tokida, 1954 : 176; А. Зинова, 1959 : 157; Mikami, 1965 : 189. — *Ahnfeltia plicata* f. *setosa* Gail, Гайл, 1936 : 115. — *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. в Трейман, 1933 : 111; Кусакин, 1956 : 107; А. Зинова, 1957 : 164; Funachashi, 1966 : 139. — *Gymnogongrus griffithsiae* Mart. в Е. Зинова, 1938 : 52, рис. 3а, б; 1940а : 63 (pr. p.); 1954а : 292 (pr. p.); Ушаков, 1953 : 326 (pr. p.).

Слоевище в виде спутанных кустов 7—10 см выс., 300—450 μ толщ. Не имеет органов прикрепления. Ветви цилиндрические. Ветвление неправильное или дихотомическое. Кора однослойная. Коровые нити состоят из 5 кубических клеток 2.5—3 μ в диам. В центральной части слоевища клетки 80—150 μ дл., 8—10.5 μ шир. расположены четкими прямыми рядами. Длина клеток больше ширины в 10—13 раз. Мелкоклеточные конусы повторяются через 6—7 мм, хорошо просматриваются невооруженным глазом и придают слоевищу членистый вид. Органы размножения неизвестны, размножается вегетативно.

Образует неприкрепленные пласты на мягком илистом грунте на глубине от 2—3 до 25—30 м.

Распространение: в СССР — Японское море (залив Петра Великого), о-ва: Сахалин (лагуна Буссе), Кунашир (залив Измены); общее — Хоккайдо. Отмечена также в Чукотском море по единичному сбору Ушакова, но, вероятно, является заносной (А. Зинова, 1957).

ЛИТЕРАТУРА

Возжинская В. Б. (1960). Новые водоросли для Сахалина. Бот. матер. отд. спор. раст., 13. — Гайл Г. И. (1936). Анфельция в заливе Петра Великого. Вестник ДВФАН, 20. — Зверева О. С. (1938). К морфологии и биологии *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. Белого моря. В сб.: Водоросли Белого моря и их использование. — Зинова А. Д. (1957). Морские водоросли восточной части советского сектора Арктики. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 23. — Зинова А. Д. (1959). Список морских водорослей южного Сахалина и южных о-вов Курильской гряды. Исслед. дальневост. морей СССР, 6. — Зинова Е. С. (1938). Водоросли Японского моря района острова Петрова. Тр. гидробиол. эксп. ЗИН АН СССР 1934 г. в Японском море, I. — Зинова Е. С. (1940а). Водоросли Японского моря. Красные. Тр. Тихоокеанского комитета, 5. — Зинова Е. С. (1940б). Водоросли Командорских о-вов. Тр. Тихоокеанского комитета, 5. — Зинова Е. С. (1941). Критические замечания к ст. Е. Кардаковой-Преженцевой «Водорослевая растительность Командорских островов». Сов. бот., 4. — Киреева М. С. (1965). Растительные богатства морей Советского Союза. Раст. ресурсы, I, 3. — Кусакин О. Г. (1956). К фауне и флоре осушной зоны о. Кунашир. Тр. проблемных и тематических совещаний, 6. — Постельс А. и Ф. Рупрехт. (1840). Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов Российских владений в Азии и Америке. — Сарочан В. Ф. (1960). О биологии анфельции в лагуне Буссе. Сб. работ по биол., технике рыболов. и технол., 1, Южно-Сахалинск. — Трейман И. (1933). Проблема дальневосточного агара. Вестник ДВФАН, 1—3. — Ушаков П. В. (1953). Фауна Охотского моря и условия ее существования. — Chemin E. (1930). *Ahnfeltia plicata* Fries et son mode de reproduction. Bull. Soc. Bot. France, 77. — Fries E. (1835). Flora Scannica. — Funachashi S. (1966). Marine *Algae* from Vladivostok and its vicinity. Bull. Jap. Soc. Phycol., 14, 3. — Gmelin S. G. (1768). Historia Fucorum. — Gregory B. D. (1934). On the life-history of *Gymnogongrus griffithsiae* Mart. and *Ahnfeltia plicata* Fries. Journ. Linn. Soc. London, 49 (331). — Hohenacker R. F. (1860). *Algae* marinae siccatae, 8. — Hudson G. (1762). Flora Anglica. — Jönsson B. (1891). Beiträge zur kenntniss des Dickenzuwachses der Rhodophyceen. Lunds. Univ. Arsskr., 27, 4. — Kanno R. et S. Matsubara. (1932). Studies on *Ahnfeltia plicata* var. *tobuchiensis* var. nov. Journ. Fish., 35. — Kützing F. T. (1843). Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. — Kützing F. T. (1869). Tabulae phycologicae, 19. — Lamouroux J. V. (1813). Essai sur les geners de la famille des thallasiophytes non articulees. Ann. Mus. Hist. Natur., 20. — Mikami H. (1965). A systematic study of *Phyllophoraceae* and *Gigartinaceae* from Japan. Sci. Pap. Inst. Algolog. Res., 5, 2. — Nagai M. (1941). Marine *Algae* of the Kurile Islands. II. Journ. Fac. Agric. Hokk. Imp. Univ., 46 (2). — Printz H. (1926). Die Algenvegetation des Trondhjemsfjiordes. Skrifter Norske Vid.-Acad. i Oslo, 5. — Rosenvinge L. Kolderup. (1931a). The reproduction of *Ahnfeltia plicata*. K. Danske Vid. selsk. biol. Meddel., 10, 2. — Rosenvinge L. K. (1931б). The Marine *Algae* of Denmark. IV. K. Danske Vid. selsk. skrifter, 1, 4. — Ruprecht F. I. (1850). *Algae* Ochotensis. — Setchell W. A. (1899). *Algae* of the Pribilof Islands. Fur Seals and Fur-Seals Isl. of N. Pacif. Ocean, III. — Smith G. M. (1944). Marine *Algae* of the Monterey peninsula. — Skottsberg C. (1923). Marine *Algae*, 2. Botanische Ergebnisse der Schwed. Exped. 1907—1909, IX. Kgl. Svenska Vet.-Acad. Handl., 63, 8. — Tokida J. (1954). The Marine *Algae* of Southern Saghalien. Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ., 2, 1. — Tokida J. et H. Ohmi. (1941). List of the marine *Algae* of Tobuchi Lake, Saghalien. Plant and Animals, 9, 11.

Институт биологии моря,
Владивосток.

(Получено 26 VI 1969).

SUMMARY

As the result of investigating the material of the genus *Ahnfeltia* Fries a conclusion is drawn that 3 species of this genus, viz. *A. plicata* (Huds.) Fries, *A. fastigiata* (Post. et Rupr.) Makijenko and *A. tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makijenko inhabit the far-eastern seas near the coasts of the Soviet Union.

Several features are characteristic of the genus *Ahnfeltia* distinguishing it from the most closely allied genus *Gymnogongrus* Mart. The appurtenance to the genus *Ahnfeltia* of such species as *A. paradoxa* (Suring.) Okam., *A. concinna* J. Ag., *A. gigartinoides* J. Ag. and *A. furcellata* Okam., is very dubious, since the structure of their thallome and their mode of reproduction are typical of the representatives of the genus *Gymnogongrus*.

УДК 576.312.37 : 582.751.7 (575.3)

С. Б. Астанова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ТАДЖИКСКИХ ВИДОВ *ZYGOPHYLLUM* L.

С 3 рисунками

S. B. ASTANOVA. A KARYOSYSTEMATIC STUDY OF THE SPECIES OF *ZYGOPHYLLUM* L. INDIGENOUS TO TAJIKISTAN

В статье рассматриваются новые кариосистематические данные по 12 видам *Zygophyllum*, обитающих на территории Таджикистана.

Род *Zygophyllum* L. — парнолистник является типичным представителем ксерофитной флоры Средней Азии.

Основными внешне-морфологическими признаками, на которых основывалась систематика этого рода, являются: относительные размеры растения, форма и опушенность листьев, наличие или отсутствие лепестков, форма и размер плодов, наличие или отсутствие на них крыльев и др.

Вследствие продолжительности вегетации парнолистников невозможно собрать одновременно цветущие и плодоносящие экземпляры, поэтому при изучении гербарных образцов возникают трудности, связанные с установлением этих признаков. Большое значение имеют наблюдения в природе и повторные сборы с одних и тех же особей в разное время, а также использование метода сравнительной кариологии, который в современной систематике все чаще применяется для решения трудных вопросов классификации.

Род *Zygophyllum* L. кариологически почти не изучен. В литературе имеются немногочисленные сведения о хромосомных числах парнолистника (Warburg, 1938; Reese, 1957; Miege, 1960; Baquar и др., 1965). Нами впервые были установлены числа хромосом для 9 таджикских видов этого рода (Захарьева, Астанова, 1968; Астанова, 1969).

Настоящая работа является кариосистематическим исследованием таджикских видов *Zygophyllum* L. с целью выяснения некоторых спорных вопросов.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили гербарные образцы и семена, собранные во время экспедиций по районам Таджикистана в 1966—1969 гг. (см. таблицу). Гербарные образцы хранятся в Институте ботаники АН Таджикской ССР (г. Душанбе). Для цитологических исследований использовались кончики корней молодых проростков. Для их получения семена проращивались в горшках с землей в оранжерее при температуре 18—20°. Корни проростков, достигшие 1.5—2 см длины, фиксировались в хромацетоформоле по С. Г. Навашину. Из них обычной цитологической методикой приготовлялись препараты поперечных срезов (толщина срезов 10 μ, окраска железным гематоксилином по Гайденгайну). Изучение хромосом проводилось на метафазных пластинках в клетках меристемы кончиков корней.

Число хромосом таджикских видов *Zygophyllum* L.

Секция и вид	2n	Место сбора семян
Miltianthus (Bunge) M. Pop.		
Z. portulacoides Cham.	22	Окр. Ленинабада, Унджинский Рухак (31 V 1964 г.), № 16211, П. Н. Овчинников, В. И. Запрягаева.
	22	Сев. Таджикистан, горы Ак-Чоп (1 VII 1968 г.), № 310, С. Астанова.
	22	Окр. Ленинабада, Унджинский Рухак (3 VII 1968 г.), № 311, С. Астанова.
	22	Окр. Ленинабада, Дигмайская возвышенность (28 VI 1968 г.), № 305, С. Астанова.
Zygophyllum		
Z. miniatum Cham.	22	Узбекистан, окр. Кызыл-Тепе (12 VI 1968 г.), № 68, М. Саидова.
Z. obliquum M. Pop.	22	Восточный Памир, окр. Памирской биологической станции (18 IX 1967 г.), № 272, С. Астанова.
	22	Долина р. Чечекты (28 VIII 1963 г.), № 196, С. С. Иконников.
Z. oxianum Boriss.	22.44	Нукус, ботанический сад (20 VII 1960 г.), С. К. Кабулов.
	22.44	Южный Таджикистан, окр. Тигровой балки (4 VIII 1966 г.), № 28, С. Астанова.
	22.44	Южный Таджикистан, окр. Тигровой балки (10 X 1968 г.), №№ 1, 2, 3, 317, 318, 320. С. Астанова.
	22.44	Сев. Таджикистан, Патарские пески (20 XI 1967 г.), № 96, С. Астанова.
Z. rosovii Bunge	22	Восточный Памир, окр. Памирской биологической станции (18 IX 1967 г.), № 266, С. Астанова.
	22	Долина р. Чечекты (11 IX 1961 г.), № 125, С. С. Иконников.
Lehmannianae Astan.		
Z. lehmannianum Bunge	22	Правый берег р. Исфары, окр. кишл. Карача-Мазар (14 VI 1966 г.), № 21, С. Астанова.
	22	Предгорья сев. скл. Туркест. хр., близ кишл. Кызыл-Пиллял, в с.-в. окрестностях Исфары (12 VIII 1962 г.), № 251, П. Н. Овчинников и Г. К. Кинзикаева.
Pterocarpum Boriss.		
Z. macropterum C. A. Mey.	22	Южн. скл. Туркест. хр., окр. кишл. Путхин (2 VII 1966 г.), № 2678, И. Ф. Шибкова.
	22	Южн. скл. Туркест. хр., в районе кишл. Гузарибод, по дороге в Матчу (12 VII 1960 г.), № 2466, С. Ю. Юнусов.
	22	Между кишл. Сангистан и Рарз (11 VII 1960 г.), № 2412, С. Ю. Юнусов.
	22	Сев. Таджикистан, басс. р. Исфары, между Ворух и Чорку (24 VI 1963 г.), № 1413, В. А. Никитин и Ю. Д. Сосков.

Продолжение

Секция и вид	2*n*	Место сбора семян
Dumósa (M. Pop.) Engl.		
Z. bucharicum B. Fedtsch.	16	Южный Таджикистан, горы Арук-Тау, 6 км к сев. от родника Чили-Чор-Чашма (18 VIII 1968 г.), № 355, С. Астанова.
Sarcozygium (Bunge) Engl.		
Z. ferganense (Drob.) Boriss. . . .	22	Сев. Таджикистан, Аштский р-н (8 VII 1966 г.), № 13, С. Астанова.
	22	Правый берег р. Исфары, окр. кишл. Карача-Мазар (14 VI 1966 г.), № 20, С. Астанова.
	22	Исфаринский р-н, поблизости перевала Топчар (11 VII 1962 г.), № 238, П. Н. Овчинников и Г. К. Кинзикаева.
Halimiphyllum Engl.		
Z. atriplicoides Fisch. et Mey. . .	22	Ереван, Армянский ботанический сад (13 VII 1968 г.), № 108, И. Г. Аревшатян.
	22	Правобережье р. Ягноб, по дороге между Такфоном и Раватом (29 V 1966 г.), № 2309, Г. К. Кинзикаева и С. Астанова.
	22	Между Раватом и устьем р. Искандер-Дарьи (29 VI 1966 г.), № 2312, И. Шибкова и С. Астанова.
	22	6 км от Ленинабада в сторону Ура-Тюбе (1 VII 1967 г.), № 154, С. Астанова.
	22	Горы Ак-Чоп (3 VII 1968 г.), № 310, С. Астанова.
	22	Южный склон Туркест. хр., между кишл. Сангистан и Рарз (1 VII 1960 г.), № 241, С. Ю. Юнусов.
Z. darvasicum Boriss.	22	Хорог, ботанический сад (20 V 1965 г.), № 537, М. Л. Запрягаев.
	22	Дарваз, между кишл. Курговат и Даштак (7 VII 1967 г.), № 170, С. Астанова.
Z. gontscharovii Boriss.	44	Прорыв хр. Арук-Тау, окр. кишл. Ганджино (26 VI 1966 г.), № 31, С. Астанова.
	44	Шаартузский р-н, окр. кишл. Уялы (20 VI 1966 г.), № 25, С. Астанова.
	44	Тигровая балка, зап. пос. Дусти (25 V 1966 г.), № 1037, Ю. Д. Сосков.
	44	Шаартузский р-н, окр. родника Чили-Чор-Чашма (5 VII 1967 г.), № 26, С. Астанова.

Измерения хромосом сделаны на рисунках, выполненных при помощи рисовального аппарата РА-4. Было изучено по 6—8 пластинок по каждому виду. Для получения сравнимых результатов выбирались метафазные пластинки из одной и той же ткани, расположенные примерно на одинаковом расстоянии от кончика корня (рис. 1 и 2). На основании полученных данных составлена таблица (рис. 2), в которой приведены гаплоидные наборы хромосом всех изученных видов; хромосомы расположены по размерам (от большего к меньшему). Хромосомы у парнолистника очень мелкие (длина 1—4 μ, толщина 0.2—0.4 μ) и чрезвычайно трудны для исследования, у многих хромосом невозможно установить местоположение центромера; морфология хромосом не показана.

Первоначально каждый вид изучался из нескольких местонахождений; после установления идентичности кариотипа в пределах данного вида для каждого вида приводится по одному рисунку (рис. 1). Результаты исследования представлены на рис. 1—3 и в таблице.

Результаты исследования и обсуждение

Z. portulacoides Cham. — многолетник, корни толстые, мясистые, листья с одной парой листочков, цветки без лепестков. Коробочка удлиненно-продолговатая, без крыльев. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *м*, рис. 2). В гаплоидном наборе различаются: *I* и *II* — равноплечие хромосомы, длиной ≈ 4.2 μ; *III* — равноплечая ≈ 3.8 μ; *IV* — спутничная ≈ 3.3 μ; спутники ≈ 0.5 μ; *V* — равноплечая ≈ 3.2 μ; *VI* — неравноплечая ≈ 3 μ, отношение плеч 1 : 1.5; *VII* — головчатая ≈ 2.2 μ; *VIII* ≈ 2.1 μ; *IX* ≈ 1.9 μ; *X* ≈ 1.8 μ; *XI* ≈ 1.6 μ. Самая длинная хромосома набора почти в 3 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 31.5 μ.

На основании отсутствия лепестков и утолщенного корня Бунге (Bunge, 1843) выделил его в монотипный род *Miltianthus* Bunge, который принял и Энглер, а А. Г. Борисова низводила в ранг подрода. Наши исследования морфологии хромосом этого растения резких различий не показало, по сравнению с другими видами этого рода, поэтому нам кажется преждевременным восстанавливать род *Miltianthus* Bunge, мы решили оставить *Z. portulacoides* Cham. в монотипной секции *Miltianthus* (Bunge) M. Pop.

Z. obliquum M. Pop. — многолетник, листья сложные, с одной парой неравнобоких листочков, коробочка цилиндрическая, пятиугольная, призматическая, без крыльев. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *и*, рис. 2): *I* — неравноплечая ≈ 1.9 μ, отношение плеч 1 : 1.8; *II* — равноплечая ≈ 1.6 μ; *III* — равноплечая ≈ 1.3 μ; *IV* ≈ 1.3 μ; *V* — головчатая ≈ ≈ 1.3 μ; *VI* — неравноплечая ≈ 1.2 μ, отношение плеч 1 : 2; *VII* — головчатая ≈ 1.2 μ; *VIII* ≈ 1.2 μ; *IX* — головчатая ≈ 1 μ; *X* ≈ 1 μ; *XI* ≈ 0.9 μ. Самая длинная хромосома набора в 2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 13.9 μ.

Z. miniatum Cham. — многолетник, листья с 1—3 (4) парами листочков, коробочка линейная, серповидно изогнутая, без крыльев. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *з*, рис. 2): *I* — неравноплечая хромосома, длиной ≈ 2 μ, отношение плеч 1 : 2; *II* — спутничная ≈ 1.7 μ, спутники маленькие ≈ 0.2 μ; *III* — равноплечая ≈ 1.6 μ; *IV* — равноплечая ≈ 1.5 μ, *V* — неравноплечая ≈ 1.4 μ, отношение плеч 1 : 2; *VI* — неравноплечая ≈ 1.3 μ, отношение плеч 1 : 2; *VII* ≈ 1.2 μ; *VIII* и *IX* — головчатые ≈ 1.1 μ; *X* ≈ 1.1 μ; *XI* ≈ 0.9 μ. Самая длинная хромосома набора в 2.2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 14.9 μ.

Z. oxianum Boriss. — многолетник, листья с одной парой листочков, коробочка цилиндрическая, несколько сужена к основанию, с 5 острыми ребрами. Соматическое число хромосом $2n=22$, 44 — вид с внутривидовой полиплоидией (рис. 1, *к*, *л*, рис. 2): *I* — равноплечая хромосома длиной ≈ 2.4 μ; *II* — неравноплечая ≈ 1.9 μ, отношение плеч 1 : 2; *III* — неравноплечая ≈ 1.2 μ, отношение плеч 1 : 2; *IV* — равноплечая ≈ 1.5 μ; *V* ≈ 1.4 μ; *VI* — спутничная ≈ 1.2 μ, спутники маленькие ≈ 0.2 μ; *VII* — ≈ 1.2 μ; *VIII* — головчатая ≈ 1.2 μ; *IX* ≈ 1.2 μ; *X* — неравноплечая ≈ 1.2 μ, отношение плеч 1 : 2; *XI* ≈ 1 μ. Самая длинная хромосома набора в 2.4 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 16 μ.

Z. rosovii Bunge — многолетник, листья с одной парой листочков, коробочка линейно-ланцетная, серповидно изогнутая. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *н*, рис. 2): *I* — равноплечая хромосома дли-

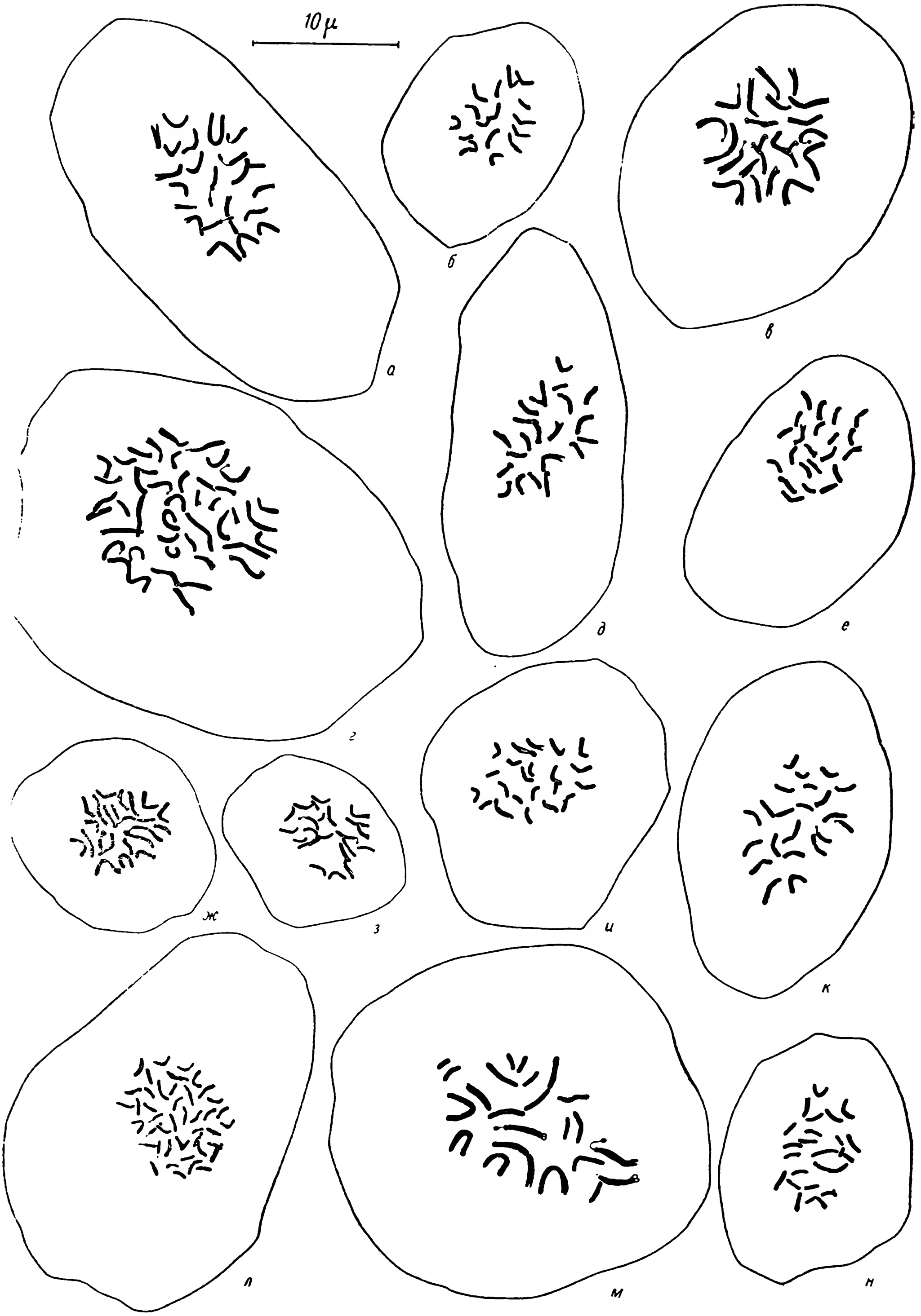
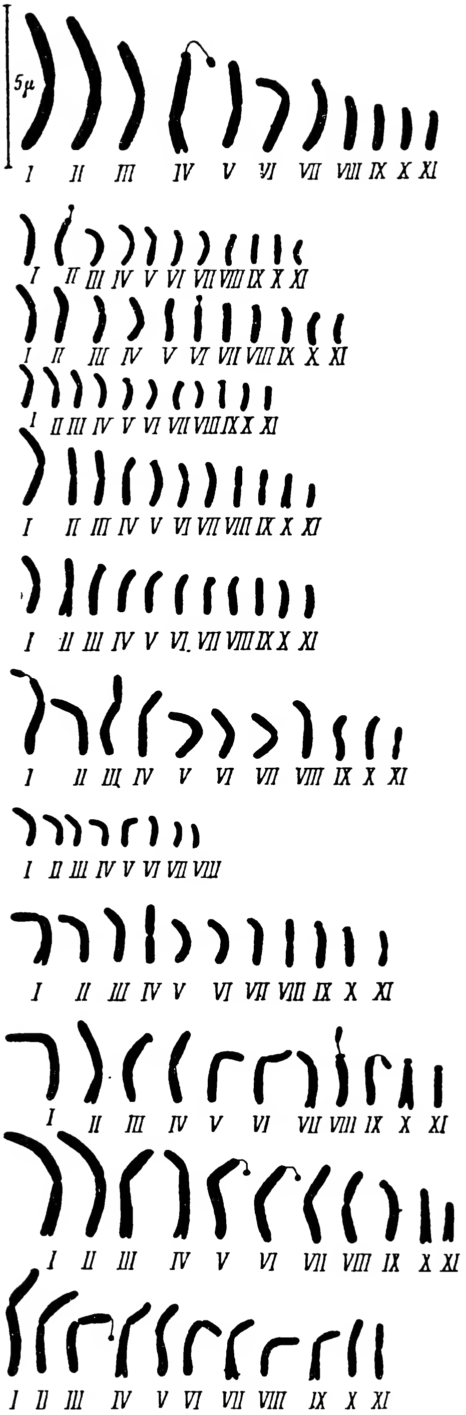


Рис. 1. Метафазные пластинки таджикских видов рода *Zygophyllum* L.

а — *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey., $2n=22$; *б* — *Z. bucharicum* B. Fedtsch., $2n=16$; *в* — *Z. darvasicum* Boriss., $2n=22$; *г* — *Z. gontscharovii* Boriss., $2n=44$; *д* — *Z. ferganense* (Drob.) Boriss., $2n=22$; *е* — *Z. lehmannianum* Bunge, $2n=22$; *ж* — *Z. macropterum* C. A. Mey., $2n=22$; *з* — *Z. miniatum* Cham., $2n=22$; *и* — *Z. obliquum* M. Pop., $2n=22$; *к* — *Z. oxianum* Boriss., $2n=22$; *л* — *Z. oxianum* Boriss., $2n=44$; *м* — *Z. portulacoides* Cham., $2n=22$; *н* — *Z. rosovii* Bunge, $2n=22$.


5μ
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI
I II III IV V VI VII VIII IX X XI

Sect. *Miltianthus* (Bunge) M. Pop.
Z. portulacoides Cham.

Sect. *Zygophyllum*
Z. miniatum Cham.

Z. oxianum Boriss.

Z. obliquum M. Pop.

Z. rosovii Bunge

Sect. *lehmannianae* Astan.
Z. lehmannianum Bunge

Sect. *Pterocarpum* Boriss.
Z. macropterum C. A. Mey.

Sect. *Dumosa* (M. Pop.) Engl.
Z. bucharicum B. Fedtsch.

Sect. *Sarcozygium* (Bunge) Engl.
Z. ferganense (Drob.) Boriss.

Sect. *Halimiphyllum* Engl.
Z. atriplicoides Fisch. et Mey.

Z. darvasicum Boriss.

Z. gontscharovii Boriss.

Рис. 2. Гаплоидные наборы хромосом таджикских видов *Zygophyllum*. L.
Пояснения нумерации хромосом даны в тексте.

ной≈2.7 μ; *II* — равноплечая≈2.2 μ; *III* — равноплечая≈1.9 μ; *IV* — неравноплечая≈1.7 μ, отношение плеч 1 : 2; *V*≈1.7 μ; *VI* — неравноплечая≈1.5 μ, отношение плеч 1 : 1.6; *VII*≈1.5 μ; *VIII* — равноплечая≈1.3 μ; *IX* — равноплечая≈1.2 μ; *X*≈1.1 μ; *XI*≈0.8 μ. Самая длинная хромосома набора почти в 3.5 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора≈17.6 μ.

Эти 4 вида систематически близки между собой, что подтвердили и данные кариологии (рис. 2). Следует отметить, что в корне у всех 4 видов установлена эндополиплоидия, а именно, наряду с нормальными диплоидными клетками встречаются полиплоидные (тетраплоидные — у *Z. miniatum* и *Z. oxianum*; тетраплоидные и октоплоидные — у *Z. obliquum* и *Z. rosovii*) с характерным попарным расположением хромосом в метафазе (см. рис. 3).

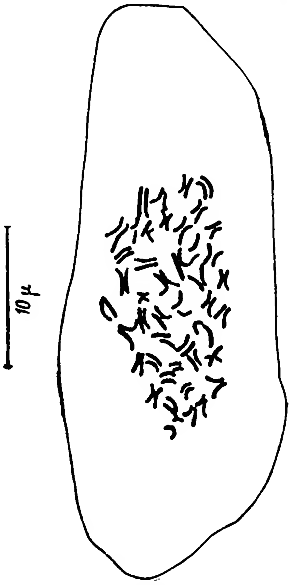


Рис. 3. Постэндомитотическая метафазная пластинка с диплохромосомами в меристематической клетке корня *Z. rosovii* Bunge.

Большинство систематиков относили все виды в единую таксономическую единицу, М. Г. Попов включал их в *Eufabago* M. Pop., которую принимала и А. Г. Борисова. Энглером эти виды относились в секцию *Fabago* Engl. Согласно правилам Международного кодекса, эти виды следует отнести в типовую секцию рода *Zygophyllum*.

Z. lehmannianum Bunge — однолетник, листья сложные, с 2—4 парами листочков, лепестки у основания оранжево-красные, наверху белые, коробочка с 5 узкими перепончатыми крыльями. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *е*, рис. 2): *I* — равноплечая хромосома, длиной ≈ 1.6 μ; *II* — равноплечая≈1.3 μ; *III* — головчатая≈ 1.2 μ; *IV, V, VI*≈1.2 μ; *VII* — головчатая≈1.1 μ; *VIII, IX, X*≈1.1 μ; *XI*≈0.9 μ. Самая длинная хромосома набора в 2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора≈12.9 μ. Среди видов *Zygophyllum* на территории Древнего Средиземья имеется еще 1 однолетний вид — *Z. simplex* L., который резко отличается от *Z. lehmannianum* как по внешне-морфологическим признакам, так и по кариотипу.

М. Г. Попов относил этот вид к секции *Eufabago* M. Pop., Энглер в секцию *Fabago* Engl., а А. Г. Борисова к выделенной ею секции *Pterocarpum* Boriss., но этот вид резко отличается по своей морфологии от видов секции *Eufabago* M. Pop. и *Pterocarpum* Boriss., что подтвердили и данные кариологии. На основании этих различий *Z. lehmannianum* мы выделили в особую секцию *Lehmannianae* Astan. (nova).

Sectio *Lehmannianae* Astan. Herbae annuae, carnosae, petala bicoloria, alba et rubro-aurantiaca. Capsula mediocris, anguste 5-alata, septicida.

Typis: *Z. lehmannianum* Bunge, 1848 Arb. Naturf. Ver. Riga; 1 : 202; 1852 Mem. sav. étrang. 6 : 234.

Секция *Lehmannianae* Astan. Однолетние, мясистые травы, лепестки двуцветные, белые с оранжево-красным. Коробочка средней величины, с 5 крыльями, открывающаяся.

Тип *Z. lehmannianum* Bunge. Видимо, сюда же относится центральноазиатский вид *Z. loczii* Kanitz. Виды секции *Lehmannianae* отличаются от видов секции *Pterocarpum* Boriss. узкокрылыми меньшими коробочками, жизненной формой. От видов секции *Annuae* (*Z. simplex* L.) — двуцветными (не желтыми) лепестками, сложными листьями и т. д.

Z. macropterum C. A. Mey. — многолетник, стебли в основании одревесневающие, листья с 2—3 парами листочков, коробочка с 5 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *ж*, рис. 2): *I* — спутничная хромосома длиной≈3.1 μ, спутники довольно крупные≈0.6 μ; *II* — равноплечая≈2.7 μ; *III* — неравноплечая≈2.4 μ, отношение плеч 1 : 2.4; *IV* — неравноплечая ≈ 2.2 μ, отношение плеч 1 : 1.5; *V* — равноплечая ≈ 2.2 μ; *VI* и *VII* — равноплечие ≈ 2.1 μ; *VIII* — неравноплечая ≈ 2 μ, отношение плеч 1 : 1.5; *IX* — равноплечая ≈ 1.9 μ; *X* ≈ 1.7 μ; *XI* — равноплечая ≈ 1.3 μ.

Самая длинная хромосома набора почти в 3 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 23.7 μ.

Z. macropterum Поповым и Энглером был отнесен в типовую секцию, а Борисовой причислен к секции *Pterocarpum* Boriss., что принято и нами.

Z. bucharicum B. Fedtsch. — низкий кустарник (35—55 см выс.), листья сложные, с одной парой узких листочков, коробочка маленькая (1 см в диам.) с 5 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n = 16$ (рис. 1, *б*, рис. 2): *I* — равноплечая хромосома, длиной = 2.3 μ; *II* и *III* — равноплечие ≈ 1.9 μ; *IV* — равноплечая ≈ 1.7 μ; *V* — неравноплечая ≈ 1.5 μ, отношение плеч 1 : 2; *VI* ≈ 1.5 μ; *VII* ≈ 1.4 μ; *VIII* ≈ 1.1 μ. Самая длинная хромосома набора в 2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 13.3 μ. Следует отметить, что числом хромосом $2n = 16$, установленное нами у этого вида, совпадает с известным числом хромосом средиземноморского однолетника *Z. simplex* L. (Baquar, Akhtar, Husain, 1965), который сходен с нашим видом и по внешне-морфологическим признакам, а именно по форме листочков и коробочек.

А. Г. Борисова (1949) отмечает для Таджикистана белоцветную форму, выделяя ее в особую разновидность *Z. bucharicum* var. *albiflorum* Boriss., якобы замещающую типовую форму, известную из Узбекистана и Туркмении. При наблюдении в природе и анализе цветков никаких различий между *Z. bucharicum* и *Z. bucharicum* var. *albiflorum* мы не обнаружили. Обычно желтые цветки в конце цветения становятся белыми, что и наблюдалось нами в природе.

Этот вид вместе с близким восточно-средиземноморским *Z. dumosum* Boiss. всегда выделялся в особую таксономическую единицу. У Попова — grex *Dumosa* M. Pop., у Энглера — в секцию, у Борисовой — в подрод; нами принята секция Энглера.

Z. ferganense (Drob.) Boriss. — кустарник (50—80 см выс.), листья с одной парой узких листочков, коробочка с 3 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n = 22$ (рис. 1, *д*, рис. 2): *I* — неравноплечая хромосома длиной ≈ 2.1 μ, отношение плеч 1 : 2; *II* — головчатая ≈ 1.7 μ; *III* — неравноплечая ≈ 1.7 μ, отношение плеч 1 : 1.6; *IV* — равноплечая ≈ 1.7 μ; *V* — равноплечая ≈ 1.5 μ; *VI* — головчатая ≈ 1.5 μ; *VII* — неравноплечая ≈ 1.6 μ, отношение плеч 1 : 2; *VIII* — равноплечая ≈ 1.5 μ; *IX* — головчатая ≈ 1.3 μ; *X* — головчатая ≈ 1.2 μ; *XI* — равноплечая ≈ 1 μ. Самая длинная хромосома набора в 2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора ≈ 16.8 μ.

А. Г. Борисова для хребтов Супе-Тау, Могол-Тау и Ходжента выделяет особый подвид *Z. ferganense* subsp. *elongatum* Boriss. Приводимые ею отличия для этого подвида: более длинные черешок листа, листочки и коробочки, при просмотре живого материала в природе и гербарных образцов, не подтвердились. Это, а также отсутствие различий в кариотипе заставляет нас воздержаться от признания указанного подвида.

Этот вид М. Г. Поповым выделялся в grex *Sarcozygium* (Bunge) M. Pop., Энглером — в секцию, Борисовой — в подрод; нами принята секция Энглера.

Z. atriplicoides Fisch. et Mey. — высокий кустарник (75—2.75 см выс.), листья простые, в молодом состоянии звездчато опушенные, коробочка с 5 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n = 22$ (рис. 1, *а*, рис. 3). В гаплоидном наборе различаются (рис. 2): *I* — неравноплечая хромосома, длиной ≈ 3.4 μ, отношение плеч 1 : 1.6; *II* — неравноплечая ≈ 2.9 μ, отношение плеч 1 : 1.4; *III* — головчатая ≈ 2.5 μ; *IV* — равноплечая ≈ 2.4 μ; *V* — неравноплечая ≈ 2.4 μ, отношение плеч 1 : 2; *VI* — неравноплечая ≈ 2.4 μ, отношение плеч 1 : 1.8; *VII* — неравноплечая ≈ 2 μ, отношение плеч 1 : 2; *VIII* и *IX* — спутничные ≈ 1.8 μ.

спутники крупные≈0.6 μ; *X* — головчатая≈1.8 μ; *XI* — головчатая≈1.6 μ. Самая длинная хромосома набора в 2 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора≈25 μ.

А. Г. Борисовой из *Z. atriplicoides* был выделен особый вид *Z. megacarpum* Boriss. Основанием для этого выделения, как указывает она, являются большая (2—2.5 м) высота растений и крупные коробочки (3—4.5 см дл., 3.5—4 см шир.). Кроме того, ею отмечается, что ареалы этих видов различны. Как показали наши исследования в природе и изучение большого количества гербарных образцов по этому виду, произрастающему в Таджикистане, эти различия не подтвердились. При анализе морфологии хромосом также не обнаружено никаких различий, кариотип у них идентичен. Учитывая это, мы считаем, что выделение *Z. megacarpum* в качестве самостоятельного вида необосновано.

Z. darvasicum Boriss. — высокий кустарник (1.5—2.5 м выс.), листья простые, в молодом состоянии звездчато-опушенные, коробочка на длинных плодоножках, с 5 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n=22$ (рис. 1, *в*, рис. 2): *I* — равноплечая хромосома, длиной≈4.1 μ; *II* — равноплечая≈3.6 μ; *III* — неравноплечая≈3.3 μ, отношение плеч 1 : 1.5; *IV* — неравноплечая≈2.9 μ, отношение плеч 1 : 2.5; *V* — спутничная≈2.7 μ; *VI* — спутничная≈2.5 μ, спутники маленькие≈0.2 μ; *VII* — равноплечая≈2.4 μ; VIII — равноплечая≈2.1 μ; *IX* — головчатая≈2.1 μ; *X*≈1.8 μ; *XI*≈1.5 μ. Самая длинная хромосома набора почти в 3 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора≈29 μ.

М. Г. Поповым (1959) *Z. darvasicum* был отнесен в синонимы *Z. atriplicoides*. По существу эти виды близки между собой по морфологическому строению. Они различаются лишь длиной плодоножек: у *Z. darvasicum* — до 18—20 мм дл., а у *Z. atriplicoides* — 5—6 мм. Несмотря на эти небольшие отличия, как показали исследования морфологии хромосом, *Z. darvasicum* отличается от *Z. atriplicoides* общей длиной хромосом гаплоидного набора и величиной спутников (рис. 2). Это, а также ограниченное распространение *Z. darvasicum*, встречающейся только на Дарвазе, где отсутствует *Z. atriplicoides*, подтверждает таксономическую самостоятельность *Z. darvasicum*.

Z. gontscharovii Boriss. — кустарник (75 см—2 м выс.), листья простые, в молодом состоянии звездчато-опушенные, коробочка с 4 широкими крыльями. Соматическое число хромосом $2n=44$ — тетраплоидный вид (рис. 1, *г*, рис. 2): *I* — неравноплечая хромосома длиной≈3.6 μ, отношение плеч 1 : 1.7; *II* — равноплечая≈3.2 μ; *III* — спутничная≈2.6 μ, спутники маленькие≈0.2 μ; *IV* — неравноплечая 2.4 μ, отношение плеч 1 : 2; *V* — равноплечая≈2.3 μ; *VI* — неравноплечая≈2.2 μ, отношение плеч 1 : 2.6; *VII* — неравноплечая≈2.2 μ, отношение плеч 1 : 2; *VIII* — равноплечая≈1.9 μ; *IX* — неравноплечая≈1.5 μ, отношение плеч 1 : 2; *X*≈1.3 μ; *XI* — равноплечая≈1.2 μ. Самая длинная хромосома набора в 3 раза превышает самую короткую. Общая длина хромосом гаплоидного набора≈24.4 μ.

Все три вида близки между собой по морфологическому строению, что подтвердили и данные кариологии (рис. 2). Систематиками они относились в особую таксономическую единицу: Поповым — в grex *Atripliciolia* M. Pop., Энглером — в секцию *Halimiphyllum* Engl., Борисовой — в подрод *Halimiphyllum* (Engl.) Boriss. В 1957 г. Борисова выделила их в особый род *Halimiphyllum* (Engl.) Boriss. Основанием для этого послужили форма листьев, плодов и семян. При изучении этих признаков, а также морфологии хромосом мы не обнаружили резких отличий, достаточных для выделения этих видов в отдельный род. Единственным отличительным признаком видов этой группы является форма и опушенность листьев, а форма плодов и семян совпадает с остальными видами. Хромосомы также не обнаруживают существенных различий по сравнению с другими видами этого рода (рис. 2), поэтому мы считаем, что нет достаточных оснований для выделения этих видов в самостоятельный род, тем более, что в роде *Zygophyllum* очень много обособленных групп. Поскольку мы исследовали лишь 12 видов из рода *Zygophyllum,* насчитывающего не менее 100 видов, и большая часть, таким образом, остается не исследованной, мы не считаем возможным усложнять систему рода, и, следуя Энглеру, эти виды оставляем в секции *Halimiphyllum* Engl.

Выводы

1. Изучение внешне-морфологических признаков таджикских видов *Zygophyllum* L., дополненное сравнительно-кариологическими исследованиями, позволило внести некоторые коррективы в их систематику: *Z. megacarpum* Boriss. мы считаем синонимом *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey., *Z. darvasicum* является самостоятельным видом; *Z. ferganense* subsp. *elongatum* Boriss. считаем синонимом *Z. ferganense* (Drob.) Boriss., а *Z. bucharicum* var. *albiflorum* Boriss. синонимом *Z. bucharicum* B. Fedtsch.; род *Halimiphyllum* (Engl.) Boriss. со всеми его видами рассматриваем в ранге секции *Halimiphyllum* Engl.

2. На территории Таджикистана произрастает 12 видов (*Z. atriplicoides* Fisch. et Mey., *Z. bucharicum* B. Fedtsch., *Z. darvasicum* Boriss., *Z. gontscharovii* Boriss., *Z. ferganense* (Drob.) Boriss., *Z. lehmannianum* Bunge, *Z. macropterum* C. A. Mey., *Z. obliquum* M. Pop., *Z. oxianum* Boriss., *Z. miniatum* Cham., *Z. portulacoides* Cham., *Z. rosovii* Bunge, которые относятся к 7 секциям: *Miltianthus* (Bunge) M. Pop., *Zygophyllum*, *Lehmannianae* Astan., *Pterocarpum* Boriss., *Dumosa* (M. Pop.) Engl., *Sarcozygium* (Bunge) Engl., *Halimiphyllum* Engl., причем одну из 7 секций — *Lehmannianae* Astan. — описываем вновь.

3. Впервые установленные для 12 видов парнолистника соматические числа хромосом: 16, 22, 44 показывают, что для этого рода характерны 2 основных числа x = 8 и x = 11, что согласуется с данными, известными из литературы.

Цитологическая часть работы выполнена в Лаборатории цитологии Ботанического института АН СССР под руководством О. И. Захарьевой, которой выражаю искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Астанова С. Б. (1969). Кариосистематическое исследование высокогорных видов рода *Zygophyllum* L. из Таджикистана. ДАН Тадж. ССР, 12, 5. — Борисова А. Г. (1949). Род *Zygophyllum* L. Флора СССР, 14. — Борисова А. Г. (1957). Обзор нового рода *Halimiphyllum* (Engl.) Boriss. Бот. матер. герб. Бот. инст. АН СССР, 18. — Захарьева О. И. и С. Б. Астанова. (1968). Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии. ДАН Тадж. ССР, 11, 11. — Попов М. Г. (1925). Азиатские виды рода *Zygophyllum* L. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., 11. — Попов М. Г. (1926). Азиатские виды рода *Zygophyllum* L. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., 12. — Baquar J. R., S. Akhtar и A. Husain. (1965). Miotic chromosome numbers in some vascular plants of Indus Delta. Bot. Notiser, 11, 8, 3. — Bunge A. (1843). Über eine gattung aus der familie *Zygophyllaceae*. Linnaea. 17. — Engler A. (1931). *Zygophyllaceae*. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 19a. — Miege J. (1960). Nombers chromosomiques de plantes d' Afrique Occidentale. Rev. Cytol. et Biol. Veg., 21, 4. — Reese G. (1957). Über die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenpflanzen. Flora, 144, 4. — Warburg G. (1938). Taxonomy and relationship in the *Geraniales* in the light of their cytology. New. phytologist, 37, 3.

Институт ботаники
Академии наук
Таджикской ССР,
Душанбе.

(Получено 17 II 1970).

SUMMARY

A study of the external morphological characters of the species of *Zygophyllum* L. indigenous to Tajikistan, as well as of their characteristic karyological features such as the number, size and morphology of chromosomes, made it possible to make certain corrections in their systematics and corroborated the earlier data on the chromosome number, according to which there are two basic numbers in this genus: x=8 and x=11. It is established by this study, that the following 12 species occur in Tajikistan: *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. (2n=22), *Z. bucharicum* B. Fedtsch. (2n = 16), *Z. darvasicum* Boriss. (2n = 22), *Z. gontscharovii* Boriss. (2n=44), *Z. ferganense* (Drob.) Boriss. (2n=22), *Z. lehmannianum* Bunge (2n=22), *Z. macropterum* C. A. Mey. (2n=22), *Z. miniatum* Cham. (2n=22), *Z. obliquum* M. Pop. (2n = 22), *Z. portulacoides* Cham. (2n =22), *Z. oxianum* Boriss. (2n = 22, 44). *Z. rosovii* Bunge (2n = 22). The representatives of *Zygophyllum* indigenous to Tajikistan belong to 7 sections: *Milianthus* M. Pop., *Zygophyllum*, *Lehmannianae* Astan. sect. nov., *Pterocarpum* Boriss., *Dumosa* (M. Pop.) Engl., *Sarcozygium* (Bunge) Engl. and *Halimiphyllum* Engl.

УДК 576.3:535.25(467.2)

И. В. Чешмеджиев

К ЦИТОСИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ALLIUM* L. ФЛОРЫ БОЛГАРИИ

I. V. CHESHMEJIYEV. A CONTRIBUTION TO THE CYTOSYSTEMATICS OF CERTAIN SPECIES OF *ALLIUM* L. FROM THE FLORA OF BULGARIA

В статье сообщаются данные о числе хромосом у видов *Allium* флоры Болгарии, в том числе для трех новых видов и двух разновидностей луков, новых для болгарской флоры: *A. pallens* L., *A. fuscum* Waldst. et Kit., *A. tauricum* (Besser) Pall. ex Don, *A. vineale* L. var. *purshii* (Don) Regel, *A. scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck.

В составе рода *Allium* L. насчитывается около 500—600 видов, распространенных в северном полушарии. Особенно большое разнообразие видов лука сосредоточено в Средней и Малой Азии (Stearn, 1944; Введенский, 1963).

На территории Болгарии распространено около 30 видов дикорастущего лука (вместе с разновидностями около 50 таксонов). Из них *A. rhodopaeum* Vel., *A. stojanovii* Kov., *A. ampeloprasum* L. var. *bulgaricum* Podp. являются болгарскими эндемами, а *A. melanantherum* Panč. — балканским эндемом. Распространение в Болгарии *A. cupanii* Raf., *A. angulosum* L., *A. montanum* Schmidt очень ограничено, а *A. sphaerocephalum* L., *A. flavum* L., *A. rotundum* L., *A. paniculatum* L. и другие встречаются повсеместно (Вълев и Асенов, 1964). Черноморское побережье Болгарии весьма богато по видовому разнообразию луков. Некоторые луки (*A. paniculatum* L., *A. ampeloprasum* L., *A. sphaerocephalum* L., *A. rotundum* L. и др.), распространенные в Болгарии, очень полиморфны.

При изучении болгарских луков мы поставили перед собою цель: на основании кариосистематических исследований видов и их разновидностей выяснить их таксономический ранг и родственные связи и, насколько возможно, уточнить распределение видов луков по секциям; еще А. И. Введенский (1935) указывал, что род *Allium* является сборной группой с весьма искусственным делением на секции.

Издавна род *Allium* считался удобным объектом для кариологических исследований. Многие авторы определяли число и описывали морфологию хромосом для ряда видов (Modilevski, 1928; Maude, 1939; Араратян и Тонян, 1945; Feinbrun, 1950, и др.). Крупнейший вклад в изучение кариологии луков внесли Леван (Levan, 1929, 1931, 1932, 1933, 1935, 1937 и др.), Менсинкай (Mensinkai, 1940) и Вахтина (1965). Эти авторы на основе исследования хромосомных чисел и кариотипов многих видов высказывают взгляды относительно путей эволюции кариотипа рода *Allium* L.

Кариологически исследована приблизительно половина видов рода *Allium*. В настоящее время изучением этого рода занимаются ученые многих стран, болгарские же луки почти не исследованы кариологически. Для восполнения этого пробела в данной статье приводятся хромосомные числа некоторых видов лука, а позднее будет проведено сравнительно-кариологическое исследование.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в естественных местообитаниях с последующим выращиванием на грядках и в горшках. Все виды определены автором по живым и гербарным экземплярам. Использованы также гербарные образцы из Ленинграда (LE) и Софии (SOM, SO).

Луковицы *A. vineale* L. var. *purshii* (герб. обр. № 9, 10), *A. rotundum* L. var. *preslianum* (№ 37), *A. fuscum* (№ 47), *A. nigrum* (№ 71) были предоставлены И. Ковачевым, которому выражаю благодарность.

Диплоидный набор хромосом установлен на постоянных препаратах, приготовленных из кончиков корней методом давления. Корни были предварительно обработаны 0.2%-м раствором колхицина в течение 2 час., после чего фиксированы в спирт-уксусной кислоте 3 : 1. Гидролиз проводился в HCl при 60° C в течение 7 мин., затем корни окрашивались реактивом Шиффа. Препараты превращались в постоянные путем проводки через бутиловый спирт и ксилол.

Гаплоидный набор хромосом установлен на метафазных пластинках первого деления микроспор. Препараты приготовлены по методу мазков (Levan, 1932; Вахтина, 1964).

Результаты и обсуждение

Установленные нами гаплоидные и диплоидные хромосомные числа приводятся в таблице.

Из секции *Allium* исследовано 9 видов. Они являются диплоидными, тетраплоидными и только один — пентаплоидом. Каждый вид и разновидность исследованы из нескольких местообитаний, что позволило установить варьирование хромосомных чисел в популяциях. У *A. vineale* L. исследованы 3 разновидности, из которых *A. vineale* var. *purshii* является новой для флоры Болгарии. Диплоидное число у всех 3 разновидностей одинаковое ($2n=32$), оно согласуется с данными Левана (1931), Араратяна и Тоняна (1945) и др. Однако Оно (Ono, 1935) и Фернандес (Fernandes и др., 1948) сообщают диплоидное число $2n=40$. Обычное гаплоидное хромосомное число 16, как свидетельствует и Роуедер (Rohweder, 1937), однако в некоторых случаях для *A. vineale* var. *vineale* и *A. vineale* var. *purshii* обнаруживаются гаплоиды $n=15$ и $n=16$. Следует отметить, что в микроспорах одного растения были замечены отклонения (от 9 до 14) в числе хромосом (материал из Пловдива); в этом случае можно предполагать наличие триплоидов с нарушением в мейозе.

У *A. scorodoprasum* исследованы 2 разновидности, из них var. *ananthum* является новой для флоры Болгарии. Она встречается вместе с типичной формой в лесистых местах в окрестностях Пловдива (герб. обр. № 14). Диплоидное хромосомное число обоих разновидностей равно 16, что соответствует данным других авторов, исследовавших этот вид (Katayama, 1928; Weber, 1929; Levan, 1931; Kurita, 1952, и др.). Но эти данные расходятся с данными Чермак-Воес (Tschermak-Woess, 1947), которая указывает $2n=24$, и Линдера и Бруна (Linder et Brun, 1956), полагающих, что $2n=32$. Нами найдено гаплоидное хромосомное число $n=8$. Оно согласуется с данными, опубликованными Моринага и Фукушима (Morinaga et Fukushima, 1931), Леваном (1935) и др.

Самым интересным в кариологическом отношении из видов этой секции, перечисленных в таблице, являются *A. sphaerocephalum*. Материал был взят из 5 местонахождений в южной Болгарии. Это позволило нам обнаружить отклонение в хромосомных числах в диплоидном и гаплоидном наборах. Диплоидное число обычно равно 16, а гаплоидное — 8, что соответствует данным многих авторов (Levan, 1930, 1931, 1935; Tschermak-Woess, 1947; Fernandes, 1950, и др.). В одной луковице среди многих других, собранных в окрестностях Карлово, найдено в диплоидном наборе $2n = 16+B$. О таком хромосомном числе с 1B-хромосомой сообщает и Курита (Kurita, 1956). В этом же самом растении нами обнаружено и гаплоидное хромосомное число, которое обычно равно 8, но часто в геноме встречается и B-хромосома.

На материале из гор Центральные Родопы (герб. обр. № 18) у одной только луковицы обнаружено в диплоидном наборе $2n=16+2B$. Допол-

Хромосомные числа некоторых видов рода *Allium* L. флоры Болгарии

Секция и вид	2n	n	Место сбора и номер гербарного образца	Хромосомные числа, определенные другими авторами
Секция *Allium*				
A. vineale L. v. *vineale*	32	16, 9*, 14*	Пловдив, «Острова» (№ 1); Ахтопол (№ 2), Пловдив, «Острова» (№ 3).	Levan (1931), $2n=32$; Fernandes и др. (1948), $2n=40$.
То же	32	15*, 16*	Пловдивский округ, с. Храбрино (№ 4).	Rohweder (1937), $n=16$.
A. vineale L. v. *compactum* (Thuil) Aschers.	32*	—	Пловдив, «Острова» (№ 5), «Лаута» (№ 6); Ахтопол (№ 7); Пловдивский округ, с. Храбрино (№ 8).	—
A. vineale L. v. *purshii* (Don) Regel	32*	15*, 16*	Ст. Загора (№ 9); Маслен нос (№ 10); Пловдивский округ, с. Храбрино (№ 11).	—
A. scorodoprasum L. v. *scorodoprasum*	16	8	Пловдив, «Острова» (№ 12); Ямбол, «Ормана» (№ 13).	Katayama (1928), $n=8$, $2n=16$, Tschermak-Woess (1947), $2n=24$; Linder a. Brun (1956), $2n=32$.
A. scorodoprasum L. v. *ananthum* Beck.	16*	—	Пловдив, «Острова» (№ 14).	—
A. sphaerocephalum L.	16	8	Благоевградский округ, с. Марчево (№ 15); Асеновград (№ 16).	Levan (1931), $n=8$; Tschermak-Woess (1947), $2n=16$; Martinoli (1955) $2n=32$.
То же	16, 16+2B*	8	Пловдив, Джендем тепе (№ 17).	Kurita (1956), $2n=18$.
» »	16, 16+2B*	8	Смолянский округ, Нереченские бани (№ 18).	Kurita (1956), $2n=16+0-1B$.
» »	16, 16+B	8, 8+B	Карлово (№ 19).	
A. stojanovii Kov.	16*	8*	Бургасский округ; с. Приморско (№ 20), с. Китен (№ 21), Ахтопол (№ 22), с. Тополица (№ 23).	—
A. margaritaceum Sibth. et Sm. v. *margaritaceum*	16	8	Пловдив, «Острова» (№ 24), с. Коматево (№ 25); Ямболский округ, с. Кабиле, местность «Зайчи връх» (№ 26).	Mensinkai (1940), $2n=16$, 32; Ved Brat (1965a), $n=8$.
A. guttatum Stev.	16*	8*	Благоевградский округ, с. Марчево (№ 27); Айтос, «Тримата братя» (№ 28).	—
A. ampeloprasum L.	32	16*	Бургасский округ, с. Приморско, около пристани (№ 29); Варна, Золотые пески (№ 30).	Maude (1939), $2n=32$; Khoshoo и др. (1960), $2n=48$.
A. atroviolaceum Boiss.	32	16, 17*	Пловдивский округ, с. Костиево (№ 31); Варна, Золотые пески (№ 32).	Levan (1931), $2n=16$; Вахтина (1964), $2n=32$.

Секция и вид	2*n*	*n*	Место сбора и номер гербарного образца	Хромосомные числа, определенные другими авторами
A. atroviolaceum Boiss.	32	15*, 16+fr.	Айтос, в парке (№ 33).	
То же	32	15, 16+fr.*	Сливен, в виноградниках (№ 34).	
A. rotundum L. v. *rotundum*	32	16	Бургасский округ, с. Китен (№ 35); Варна, Золотые пески (№ 36).	Weber (1929), $n=8$; Levan (1931), $n=16$; Delay (1947), $2n=32$.
A. rotundum L. v. *preslianum* Regel	40*	20*	Пловдивский округ, с. Устина (№ 37); Сливен, в виноградниках (№ 38).	—
Секция *Schoenoprasum* G. Don				
A. moschatum L.	16	8*	Карлово (№ 39); Ст. Загора, Аязмото (№ 40); Айтос, «Тримата братя» (№ 41).	Polya (1950), $2n=24$; Billeri (1954), $2n=16$.
Секция *Macrospatha* G. Don				
A. melanantherum Panč. v. *melanantherum*	32	13*, 17*	Гора Пирин, вершина Орляк (№ 42).	Kozuharov a. Kuzmanov (1965), $2n=32$.
То же	24*	9*, 15*	Центральные Родопы, летовище «Равнища» (№ 43).	—
A. cirrhosum Vand.	16	8	Карлово (№ 44).	Levan (1929), $n=8$, (1937), $2n=16$.
A. rhodopaeum Vel.	16*, 16+fr*	8*, 8+fr.*	Пловдив, Джендем жене (№ 45); Асеновград (№ 46).	Tschermak и др. (1960), $2n=16+0$—3B
A. fuscum Waldst. et Kit.	16, 17*	8*	Благоевградский округ, с. Лешница (№ 47).	Dianelidis (1951), $2n=16$; Ved Brat (1965, 1965a, 1965), $2n=14$, $n=7$.
То же	32*	15*, 16*, 16+fr.*	Шумен, местн. «Шуменска трапеза» (№ 48).	
A. paniculatum L.	16	8	Ахтопол (№ 49).	Modilevski (1928), $2n=16$; Levan (1931), $n=8$.
То же	24*	9*—15*	Шумен, местность «Шуменска трапеза» (№ 50).	
» »	32	16*	Шумен, «Шуменска трапеза» (№ 51); Варна, Золотые пески (№ 52); Гоце Делчев, градски бани (№ 53).	Contandriopoulos (1957), $2n=32$.
A. pallens L. v. *pallens*	32	15*—17*	Ахтопол (№ 54).	Ved Brat (1965a, б), $2n=16$, $n=8$; Contandriopoulos (1957), $2n=32$.

Секция и вид	2*n*	*n*	Место сбора и номер гербарного образца	Хромосомные числа, определенные другими авторами
A. pallens L. v. *pallens*	40*	20*, 21*	Ахтопол (№ 55).	—
A. pallens L. v. *compactum* Česchm.	32*	—	Варна, Золотые пески (№ 56).	
A. pallens L. v. *compactum* Česchm. f. *viviparum* Česchm.	32*	—	Варна, Золотые пески (№ 57).	—
A. tauricum (Besser) Pall. v. *ochraceum* Zahar.	32*	16*	Пловдив, холмы (№ 58); ст. Загора, Аязмото (№ 59); Гоце Делчев, градски бани (№ 60); Сливен, верш. Бърмук (№ 61).	—
То же	32	15*—22*	Асеновград, местность «Кору-доре» (№ 62).	—
A. flavum L. v. *flavum*	16	8	Асеновград, местность «Кору-доре» (№ 63).	Levan (1929), $n=8$, (1931), $2n=16$.
То же	32*	16*	Пловдив, «Острова» (№ 64), Смолянский округ, с. Триград (№ 65).	—
» »	33*	15*—17*	Смолянский округ, с. Триград (№ 66).	
A. flavum L. v. *minus* Boiss.	16	8	Гора Пирин, вершина Орляк (№ 67).	Ved Brat (1965a), $2n=24$; Levan (1937), $n=8$.
Секция *Mollium* G. Don				
A. atropurpureum Waldst. et Kit.	16	8*	Сливен, вершина «Бърмук» (№ 68).	Levan (1935), $2n=16$.
То же	16	8, 9*, 10*	Бургасский округ, с. Тополица, местн. «Бяла река» (№ 69).	—
A. ursinum L.	14	7—8	Пловдив, «Острова» (№ 70).	Guignard (1884 г.), $n=8$; Chodat (1925), $n=7$; Levan (1931), $2n=14$, $n=7$.
A. nigrum L.	16	8, 9	Свиленградско, с. Мезек (№ 71).	Messeri (1930), $n=8$; Mensinkai (1940), $2n=16$, $n=8$, 9.
Секция *Nectaroscordum* Lindl.				
A. siculum Ucria v. *dioscoridis* Richter	18*	9*	Бургасский округ, с. Кошарица (№ 72).	Mensinkai (1940), $2n=16$, $n=8$.

Примечание. Номера гербарных образцов соответствуют номерам препаратов; звездочкой отмечены хромосомные числа, впервые установленные для данных таксонов.

нительные хромосомы маленькие, одинаковой длины. В диплоидном наборе одной луковицы из Пловдива (Джендем тепе) обнаружено тоже $2n=16+2B$, но здесь дополнительные хромосомы имеют неодинаковую длину. Гаплоидный набор этих двух растений с дополнительными хромосомами пока не исследован. Диплоидный набор у этого вида с 18 хромосомами установил Курита (1959).

При исследовании 2 разновидностей *A. rotundum* установлены неодинаковые хромосомные числа. *A. rotundum* var. *rotundum* является тетраплоидом с $2n=32$ и $n=16$ хромосом. Эти числа совпадают с данными Левана (1931) и Делая (Delay, 1947) и расходятся с данными Вебера (Weber, 1929). *A. rotundum* var. *preslianum* является пентаплоидом с 40 хромосомами в диплоидном наборе и с 20 в гаплоидном наборе. По нашим наблюдениям относительно некоторых морфологических и биологических признаков обе разновидности можно отнести к 2 самостоятельным видам. Вопрос будет решен после детального изучения их кариотипов.

A. margaritaceum имеет в корнях 16, а в микроспорах — 8 хромосом, что соответствует числам, сообщенным Менсинкай (1940) и Вед Брат (1965а); кроме того, Менсинкай указывает $2n=32$.

Хромосомные числа у *A. guttatum* нами установлены впервые.

A. stojanovii описан несколько лет назад (Ковачев, 1968). Он показывает в диплоидном наборе 16 и в гаплоидном — 8 хромосом. В микроспорах иногда встречаются микроядра. Этот вид нами найден и близ с. Тополицы, местн. «Бяла река» Бургасского округа.

У *A. ampeloprasum* установлено диплоидное число $2n=32$, совпадающее с числом, установленным Мауде (Maude, 1939) и Ла Куром (La Cour, 1945; цит. по: Darlington, 1955), и эти данные расходятся с данными Кошоо (Khoshoo и др., 1960), по которым $2n=48$.

Исследованные образцы *A. atroviolaceum* из четырех местонахождений позволяют установить, что диплоидное число этого вида всегда 32. Это согласуется с данными Вахтиной (1964) и расходится с данными Левана (1931), Араратяна и Тоняна (1945), Шоо (Shoo, et Javorka, 1951) и Гваладзе (1964), которые указывают $2n=16$. В микроспорах нами обнаружено 15, 16 и 17 хромосом, причем встречаются фрагменты и микроядра.

Из секции *Schoenoprasum* установлены хромосомные числа только у *A. moschatum* ($2n=16$ и $n=8$) из 3 местообитаний. Такие же числа установили Биллери (Billeri, 1954) и Бакши (Bakšay, 1957), а Полия (Polya, 1950) указывает для этого вида $2n=24$.

Из секции *Macrospatha* установлены хромосомные числа для 8 видов. Все они принадлежат к группе видов, имеющих основное число 8. Среди них 6 видов с диплоидными числами, 2 с триплоидными, 7 с тетраплоидными, 1 пентаплоид и 1 анеуплоид ($2n=33$). Большинство видов этой секции является очень полиморфным. Для выяснения причин полиморфизма необходимо сравнить кариотипы близких форм, это особенно относится к *A. paniculatum, A. fuscum, A. pallens* и *A. flavum*.

A. melanantherum var. *melanantherum* из гор Пирина является тетраплоидом с $2n=32$, что установили также Кожухаров и Кузманов (Kožucharov a. Kuzmanov, 1965). В микроспорах этого вида, однако, число хромосом варьирует от 13 до 17. Здесь часто встречаются фрагменты и микроядра. Нами отмечены следующие случаи:

$n=13+0-4$ fr., $n=16+0-2$ fr.,
$n=14+0-2$ fr., $n=17$.
$n=15+0-$ fr.,

В микроспорах число микроядер варьирует от 1 до 4. В Центральных Родопах (герб. обр. № 42) этот вид имеет в диплоидном наборе $2n=24$, он является триплоидом. При исследовании микроспор найдены, как и у тетраплоидной формы, различные гаплоидные числа, варьирующие в границах от 9 до 15, с различным числом фрагментов и микроядер.

Все это указывает на то, что у триплоидной и тетраплоидной форм происходят какие-то нарушения в мейозе.

A. cirrhosum (*A. pulchellum* Don) показывает диплоидное хромосомное число $2n=16$, а гаплоидное $n=8$, что совпадает с числами, опубликованными Леваном (1929, 1937) и Оно (1935). В качестве синонима этого вида некоторые авторы (Введенский, 1935; Бордзиловский, 1950) приводят *A. tauricum*. Однако *A. tauricum* имеет $2n=32$ и $n=16$ с варьированием числа хромосом в микроспорах от 15 до 22. У обоих видов очень четко выражены морфологические признаки (форма цветка, окраска околоцветника и др.), по которым они явно различаются. В живом состоянии они ни в коем случае не могут быть перепутаны, однако очень легко ошибиться, изучая только гербарные материалы. *A. tauricum* является новым видом для флоры Болгарии. Он собран из Пловдива (Джендем тепе, Бунарджика, Острова), Асеновграда, ст. Загоры, Гоце Делчева; вид имеет широкое распространение в стране, это указывают материалы софийских гербариев, но там смешаны *A. flavum* и *A. pulchellum*. Сам по себе *A. tauricum* очень полиморфен. Мы установили, что наши материалы относятся к разновидности *A. tauricum* var. *ochraceum* Zahar. (Zahariadi, 1966). Среди всех наших материалов по этому виду имеются формы с неокрашенными и с фиолетовыми тычиночными нитями.

В качестве синонима этого вида Захариади (1966) приводит описанный Веленовским (Velenovsky, 1898) гибрид *A. flavum*×*A. pulchellum* Velen. В позднейшей болгарской ботанической литературе этот гибрид не приводится.

Самым запутанным в систематическом отношении является *A. paniculatum*. Мы считаем, что нельзя приводить *A. fuscum* (Boissier, 1884), *A. pallens* (Boissier, 1884) и *A. rhodopaeum* (Вълев и Асенов, 1964; Стоянов и др., 1963; и др.) в качестве синонимов или разновидностей для *A. paniculatum*. Все они должны рассматриваться как самостоятельные виды, хорошо обособленные морфологически. *A. fuscum* и *A. pallens* приводим как виды новые для флоры Болгарии. *A. fuscum* найден в окрестности с. Лешница, Благоевградского округа и г. Шумена (Шуменска трапеза). *A. fuscum* из первого местообитания имеет в диплоидном наборе 16 (найдено и $2n=17$) и в микроспорах — 8 хромосом, так что он является диплоидом и анеуплоидом. Дианелидис (Dianelidis, 1951) тоже нашел $2n=16$, а Вед Брат (1965а, б) — $2n=14$. Из второго местонахождения *A. fuscum* является тетраплоидом с $2n=32$ и $n=15$, 16. В некоторых микроспорах встречаются $n=16+\mathrm{fr.}$, а также и микроядра в количестве 1—4. Этот вид нами замечен и в других районах страны, но пока материал для исследования не собран. В гербариях Софии он лежит вместе с *A. paniculatum*. На первый взгляд в живом состоянии этот вид хорошо отличается от *A. paniculatum* плоскими листьями и грязно-коричнево-зеленоватой окраской околоцветника. У последнего вида листья полуцилиндрические и розовая окраска перигона. По кариологическим и морфологическим данным, полученным нами, а также и по кариологическим данным других авторов (Ved Brat, 1965a) можно заключить, что *A. fuscum* является полиморфным видом.

A. rhodopaeum исследован из 2 местонахождений. В клетках кончиков корней найдено $2n=16$, а в микроспорах $n=8$. У одной луковицы из Пловдива (Джендем тепе) удалось найти в диплоидном наборе $2n=16+\mathrm{fr.}$ При исследовании пыльников этого растения замечено, что наряду с 8 хромосомами в микроспорах встречаются и 8+fr. — тот же самый фрагмент, что и в диплоидном наборе. Иногда бывают и микроядра.

Для *A. paniculatum* Модилевский (Modilevski, 1928) приводит $2n=16$, а Контандриопулос (Contandriopoulos, 1957) — $2n=32$. Нами же установлено для этого вида диплоидное хромосомное число $2n=16$, а также — 24, 32. Триплоидная форма ($2n=24$) найдена в окрестности г. Шумена (герб. обр. № 50). В микроспорах число хромосом варьирует от 9 до 15. Здесь часто попадаются фрагменты и микроядра, свидетельствующие о нарушениях мейоза. Материнские луковицы триплоида всегда имеют многочисленные побочные дочерние луковички вегетативного размножения.

A. pallens приводится нами для флоры Болгарии впервые. Он собран в Ахтополе на травянистых песчаных местах близ морского берега 22 VIII 1968 г. и в Варне (Золотые пески) на таких же местах 24 VIII 1968 г. От близких видов (*A. fuscum* и *A. paniculatum*) он хорошо отличается и в живом состоянии, и в гербариях своими белыми или бледнорозовыми цветками, почти шаровидным соцветием, более коротким чехлом и другими признаками. Для этого вида Контандриопулос (1957) установила число $2n=32$, а Вед Брат (1965а) — $2n=16$. Наши данные совпадают с данными первого автора. Установлено, что в микроспорах хромосомное число варьирует от 15 до 17. Часто наблюдаются фрагменты и микроядра. У одной формы этого вида нами найдено диплоидное хромосомное число 40, а гаплоидное — 20 и 21, от типичной формы она отличается немного более крупными цветками и бледно-грязно-зеленоватым оттенком околоцветника. Эта форма найдена в окрестностях Ахтопола среди кустарников 25 VIII 1967 г. *A. pallens* из Варны (Золотые пески) отличается от типичной формы тем, что в соцветиях его нет цветков, а бывают только маленькие луковички. У некоторых экземпляров эти луковички прорастают. На основании морфологических и биологических признаков мы эти формы описываем как новые таксономические единицы. У них диплоидный набор такой же, как у типичной формы — $2n=32$. Ниже приводятся первоописания разновидности и формы.

A. pallens L. var. *compactum* Česchm. var. n., соцветие без цветков, только с луковичками. Тип: Варна (Золотые пески), по травянистым песчаным местам, среди кустарников. Собр. Ил. Чешмеджиев 27 VIII 1968 г. Хранится в гербарии Высшего с.-х. инст. им. В. Коларова (ВСХИ), Пловдив.

A. pallens L. var *compactum* Česchm. var nova. Inflorescentia ob florum reductionem bulbillis instructa, Typus: Varna (Zlatni pjassaci) in locis arenosis ac herbosis, inter frutices. Leg. J. Česchmedzhijev, 17 VIII 1968. Conservatur in Herbario Instituti agronomici nomine V. Kolarov in Plovdiv.

A pallens L. var. *compactum* Česchm. f. *viviparum* Česchm. forma nova.

Соцветие с луковичками живородящими. Тип: Варна (Золотые пески), по травянистым, песчаным местам, среди кустарников. Собр. Ил. Чешмеджиев 27 VIII 1968. Хранится в гербарии ВСХИ им. В. Коларова, Пловдив.

A. pallens L. var. *compactum* Česchm. f. *viviparum* Česchm. forma nova. Inflorescentia ob florum reductionem bulbilis vivipariis instructa. Typus: Varna (Zlatni pjassaci) in locis arenosis ac herbosis, inter frutices. Leg. J. Česchmedzhijev 27 VIII 1968. Conservatur in Herbario Instituti agronomici nomine V. Kolarov in Plovdiv.

A. tauricum и *A. pallens* образуют подземные, нитевидные столоны, которые очень трудно обнаружить в природе. На концах столонов образуются дочерние луковички, так что последние обычно находятся на расстоянии от материнской луковицы. Столоны появляются осенью и отмирают после цветения.

Для *A. flavum* установленные нами хромосомные числа ($2n=16$, $n=8$) совпадают с данными Левана (1929, 1931).

Разновидность *A. flavum* var. *minus* была изучена Леваном (1937) по материалу из Софии. Для этой разновидности Вед Брат (1965а) приводит $2n=24$.

Нами установлено для *A. flavum* var. *flavum* в клетках кончиков корней 16 и 32, а в микроспорах 8 и 16 хромосом. Таким образом, этот вид является диплоидным, триплоидным, а также и тетраплоидным. Только у одной луковицы этого вида обнаружено $2n=33$, а в микроспорах — 15, 16 хромосом; этот экземпляр является анеуплоидным.

Секция *Mollium* представлена в болгарской флоре 3 диплоидными видами. Из всех болгарских луков только *A. ursinum* с 14 хромосомами в диплоидном наборе и 7, 8 в микроспорах. Эти числа совпадают с данными Гиньяра (Guignard, 1885), Шода (1925), Левана (1931) и других авторов. В некоторых микроспорах обнаружены микроядра и фрагменты.

A. atropurpureum исследован из 2 местонахождений. Материал из Сливена (герб. обр. № 68) всегда имеет в диплоидном наборе 16, а в гаплоидном — 8 хромосом. У одного растения этого вида (герб. обр. № 69) найдено в микроспорах 8, 9 и 10, а в клетках кончиков корней только 16 хромосом. Но более интересно то, что хромосомный набор этого растения гетерозиготный в отношении спутничной пары хромосом. В микроспорах *A. atropurpureum* встречаются микроядра в числе 1—2.

У *A. nigrum* хромосомные числа ($2n=16$, $n=8$, 9) совпадают с данными Месери (1930, 1931), Менсинкай (1940) и других авторов. Иногда в микроспорах присутствуют микроядра.

Из секции *Nectaroscordum* установлены хромосомные числа ($2n=18$, $n=9$) для *A. siculum*. Для этого вида Менсинкай (1940) установил $2n=16$ и $n=8$.

Хотя хромосомные числа всех болгарских луков еще не установлены, из приводимой таблицы видно, что для ряда видов они не совпадают с данными, опубликованными другими авторами. Приведенные нами данные по числам хромосом болгарских луков показывают большое разнообразие. Наблюдается полиплоидия, анеуплоидия, B-хромосомы, гетерозиготные хромосомные наборы, фрагменты в гаплоидном и диплоидном наборах. В микроспорах ряда видов наблюдаются микроядра, фрагменты и другие признаки нарушения мейоза. Все это позволяет ожидать интересных результатов при дальнейшем кариологическом исследовании луков Болгарии.

Выводы

1. В статье приводятся диплоидные хромосомные числа для 29 таксонов и гаплоидные числа для 25 таксонов рода *Allium* L., широко распространенного на территории Болгарии. Большинство из них установлено впервые (они в таблице отмечены звездочкой).

2. Обнаружены триплоидные формы у *A. melanantherum* Panč. и *A. paniculatum* L. с $2n=24$ и $n=9—15$, тетраплоидные формы у *A. fuscum* Waldst. et Kit. и *A. flavum* L. с $2n=32$ и пентаплоидная у *A. pallens* L., *A. rotundum* L. var. *preslianum* является также пентаплоидом с $2n=40$.

3. Анеуплоидные формы установлены у *A. flavum* L. var. *flavum* с $2n=33$ и у *A. fuscum* Waldst. et Kit. с $2n=17$.

4. У *A. sphaerocephalum* L. найдены формы с $2n=16+1—2B$ и $n=8+V$. В некоторых случаях дополнительные хромосомы в наборе этого вида неодинаковы по длине.

5. В кариотипе *A. atropurpureum* Waldst. et Kit. (герб. обр. № 69) обнаружена гетерозиготная пара спутничных хромосом.

6. В кариотипе *A. rhodopaeum* Vel. обнаружен один фрагмент, попадающийся в диплоидном и гаплоидном наборах.

7. Установлено варьирование хромосомных чисел в гаплоидном наборе для видов: *A. vineale* L. 9—16; *A. atroviolaceum* Boiss. 15—17; *A. melanantherum* Panč. 13—17; *A. fuscum* Waldst. et Kit. 15—16; *A. pallens* L. 15—17, 20—21; *A. tauricum* (Besser) Pall. ex Don 15—22; *A. flavum* L. 15—17; *A. atropurpureum* Waldst. et Kit. 8—10; *A. ursinum* L. 7—8; *A. nigrum* L. 8—9.

8. Для флоры Болгарии установлены впервые виды: *A. fuscum* Waldst. et Kit., *A. pallens* L., *A. tauricum* (Besser) Pall. ex Don и 2 разновидности: *A. vineale* L. var. *purshii* (Don) Regel и *A. scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck.

Приводятся описания 2 новых внутривидовых таксонов для *A. pallens* L.: *A. pallens* L. var. *compactum* Česchm.; var. n. и *A. pallens* L. var. *compactum* Česchm. f. *viviparum* Česchm. по материалам из Варны.

ЛИТЕРАТУРА

Араратян А. Г. и Ц. Р. Тонян. (1945). Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* L. ДАН АН АрмССР, 25 : 141—143. — Бордзиловский Е. И. (1950). Флора УРСР, III. — Вахтина Л. И. (1964). Числа хромосом некоторых видов лука, распространенных на территории СССР. Бот. журн., 49, 6 : 870—875. — Вахтина Л. И. (1965). Сравнительно-кариологические исследования рода *Allium* L. Автореф. диссерт. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. В кн.: Флора СССР, IV : 112—280. — Введенский А. И. (1963). Род *Allium* L. В кн.: Флора ТаджССР, II : 292—361. — Вълев Ст. и Ив. Асенов. (1964). Род *Allium* L. Флора на България, II. — Гваладзе Г. Е. (1964). Кариологическое изучение некоторых видов *Allium* L. Сб. работ аспирантов и молодых научных работников. Инст. бот. АН ГрузССР, 2 : 45—47. — Ковачев И. Г. (1968). Новый вид рода *Allium* L. из Болгарии. Новости систематики высших растений : 42—43. — Стоянов Н., Б. Стефанов, Б. Китанов. (1967). Флора на България, 1. — Bakšay L. (1957). The chromosome number and cytotaxonomical relations of some European Plant species. Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungarici, Ser. nova, 8. — Billeri G. (1954). Osservazioni sul cariogramms di *Allium moschatum* L. (*Liliaceae*). Caryologia, 6, 1 : 45—51. — Boissier E. (1884). Flora orientalis, V. — Chodat R. (1925). La chiasmatypie et la cinese de maturation dans l'*Allium ursinum*. Bull. Soc. Bot. Geneve, II, 17 : 3—31. — Contandriopoulos J. (1957). New contributions to nuclear studies of endemics of Corsica. Bull. Soc. Bot. France, 104, 7—8 : 533—538. — Darlington C. D. a. A. P. Wylie. (1955). Chromosome Atlas of Flowering Plants : 356. — Delay C. (1947). Recherches sur la structure des noyaux quiescens chenz les Phanerogames. Rev. Cytol. et Cytophysiol. veg., 9. — Dianelidis T. (1951). Cytologische Studien an einigen *Allium*-Arten aus Nord. Griechenland. Port. Acta. biol. (A.), 3 : 151—170. — Feinbrun N. (1950). Chromosome counts in Palestinian *Allium* species. Palestine Journ. Bot., 5, 1 : 13—16. — Fernandes A. (1950). Sobre a cariologia de algumas plantas da serra do Geres. — Agron. Insit., 12 : 551—600. — Fernandes A., J. Garcia et R. Fernandes. (1948). Herborizaoes nos domninois de fundacao da casa de Braganca. I. Vendas novas. Mem. Soc. Brot., 4 : 1—89. — Guignard L. (1885). Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phenemenes de la division communs aux vegetaux et aux animaux. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 6 : 310—372, Paris. — Katayama J. (1928). The chromosome number in *Phaseolus* and *Allium* and an observation on the size of stomata in different species of *Triticum*. Nogaku Kwaihô. Japan, Ser. 3, 303 : 52—54. — Khoshoo T. N., C. K. Atal a. V. B. Sharma. (1960). Cytotaxonomical and chemical investigations on the Northwest Indian Garlics. Res. Bull. (N. S.) Panjab. Univ., 11. — Kožucharov S. a. B. Kuzmanov. (1965). A contribution to the caryological knowledge of the bulgarian plants. Caryologia, 18, 2. — Kurita M. (1952). On the Caryotypes of some *Allium*-species from Japan. Mem. Ehime Univ., II, 1 : 179—188. — Kurita M. (1956). Caryotypes of some species in *Allium*. Mem. Ehime Univ., II, 2 : 239—245. — Levan A. (1929). Zahl und Anordunug der Chromosomen in der Meiosis in *Allium*. Hereditas, 13, 1 : 80—86. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. Preliminary note. Hereditas, 15, 3 : 347—356. — Levan A. (1932). Cytological studies in *Allium*. II. Chromosoms morphological contributions. Hereditas, 16, 3 : 257—294. — Levan A. (1933). Cytological studies in *Allium*. III. *Allium carinatum* and *Allium oleraceum*. Hereditas, 18, 1—2 : 101—114. — Levan A. 1953. Cytological studies in *Allium*, VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20 : 289—330. — Levan A. (1937). Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas, 23 : 317—370. — Linder R. et J. Brun. (1956). Craines recoltces en Alsace. Jard. Bot. Stransbourg. Index seminum. — Martinoli G. (1955). Caryologia di alcune specie del genera *Allium* (*Liliaceae*) della sardegna. Caryologia, 7, 1 : 145—156. — Maude P. F. (1939). The Merton catalogue. A list of the chromosome numbers of species of British flowering plants. New Phytol., 38, 1. — Mensinkai S. W. (1940). Cytogenetic studies en the genus *Allium*. Journ. Genetic., 39, 1 : 1—45. — Messeri A. (1930). Il numero dei cromosomi dell'*Allium nigrum* L. In Rendiconti delle sedute e brevi commicationi. Nuovo Jiorn. Bot. Ital., 2 : 459. — Messeri A. (1931). Richerche embriologiche e cariologiche sopra i generi Allium'e «Nothoscordon». Nuovo Jiorn. Bot. Ital. (N. S.), 38 : 409—441. — Modilevski J. G. (1928). Weitere Beitrag zur Embryologie und Cytologie von *Allium*-Arten. Изв. Киевск. бот. сада, 7—8 : 57—64. — Morinaga T. et E. Fukushima. (1931). Chromosome numbers of Cultivated Plants. III. Bot. Mag. Tokyo, 45 : 140—145. — Ono J. (1935). Chromosome numbers in *Allium*. Japan Journ. Genet., 11, 4 : 238—240. — Polya L. (1950). Magyarorszagi növenyfajok kromozomaszamai. II. Ann. Biol. Univ. Debreciensis, 1 : 46—56. — Rohweder H. (1937). Versuch zur Erfassung der Mengenmässigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Planta, 27 : 501—549. — Shoo R. et S. Javorka. (1951). A magyar növennyvilag kezikomyve. I—II. — Stearn W. T. (1944). Notes on the genus *Allium* L. in the old world. Herbertia, 11 : 11—34. — Tschermak-Woess E. (1947). Über chromosomal Plastizitat bei Wilformen von *Allium carinatum* und anderen *Allium* Arten aus dem Ostalpen. Chromosoma, 3, 1—2. — Tshermak-Woess E. a. H. Schiman. (1960). Strukturelle Hybridität und akzessorische Chromosomen bei *Allium pulchellum*. Österr. Bot. Z., 107, 2 : 212—227. — Ved

Brat S. (1965a). Genetic systems in *Allium*. I. Chromosomen variation. Chromosoma, 16:486—499. — Ved Brat S. (1965б). Genetic systems in *Allium*. III. Meiosis and Breading Systems. Heredity, 20, 3:323—339. — Velenovsky J. (1898). Flora Bulgarica, Suppl. I. — Weber E. (1929). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Über die Gattung *Allium*. Bot. Arch., 25:1—44. — Zahariadi C. (1966). Genus *Allium* L. in Flora Republicii Socialiste România, XI. Addenda.

Высший сельскохозяйственный
институт им. Коларова,
г. Пловдив (Болгария).

(Получено 11 XI 1969).

SUMMARY

Diploid chromosome numbers in 29 taxa and haploid numbers in 25 taxa of *Allium* belonging to the flora of Bulgaria are published in this paper. Three species and two varieties new for the Bulgarian flora are reported: *Allium pallens* L., *A. fuscum* Waldst. et Kit., *A. tauricum* (Besser) Pall. ex Don, *A. vineale* L. var. *purshii* (Don) Regel, *A. scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck.

Two intraspecific taxa of *A. pallens* L. are described: *A. pallens* L., var. *compactum* Česchm. and *A. pallens* L. var. *compactum* Česchm. f. *viviparum* Česchm.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 8

УДК 581.162 : 636.082 : 633.16+633.14

О. А. Хведынич и В. П. Банникова

НАРУШЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ЯЧМЕНЯ С РОЖЬЮ

С 3 рисунками

E. A. KHVEDYNICH AND V. P. BANNIKOVA. DISTURBANCES IN THE PROCESS OF FERTILIZATION IN BARLEYX RYE CROSSES

В комбинации скрещивания *Hordeum vulgare* L. × *Secale cereale* L. несовместимость в зародышевых мешках выражается либо в отсутствии слияния мужских и женских половых ядер, либо в слиянии спермиев только с ядром яйцеклетки или полярными ядрами. В процессе оплодотворения происходят нарушения в закономерных изменениях хроматизации женских и мужских ядер, обычно наблюдаемые при нормальном оплодотворении у ячменя.

Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации у растений описан в немногих работах (Герасимова, 1933; Ху-Хань, 1959; Рахметова, 1963; Беляева, 1963, 1968; Батыгина, 1966; Долгова-Хведынич, 1967; Канделаки, 1969), а между тем изучение этого процесса при отдаленной гибридизации имеет как практическое, так и теоретическое значение. Всем известно, что селекционеры при выведении новых сортов растений часто сталкиваются с явлением нескрещиваемости. Выяснение причин этого явления может помочь его устранению. Кроме того, отдаленная гибридизация наряду с другими экспериментальными методами (действие ионизирующего излучения, пониженных температур) помогает глубже познать нормальное прохождение процесса двойного оплодотворения. В настоящее время процесс двойного оплодотворения, несмотря на гипотезы, объясняющие те или иные его этапы, в целом недостаточно изучен. Это было отмечено на симпозиуме, посвященном 70-летию со дня открытия С. Г. Навашиным двойного оплодотворения.

Данная работа посвящена исследованию процесса оплодотворения при скрещивании ячменя с рожью (*Hordeum vulgare* L.×*Secale cereale* L.). Ячмень *Hordeum vulgare* обладает слабой зимостойкостью и большими требованиями к агротехнике. В связи с этим возможность создания высокозимостойких форм ячменя путем гибридизации его с рожью представляется весьма перспективной. Получение таких гибридов, как правило, не удается.

Материал и методика

Материал собирался в 1967 и 1968 гг. на экспериментальной базе Института ботаники АН УССР (г. Киев). Фиксация его проводилась темпорально фиксаторами Карнуа и хром-ацето-формолом по С. Г. Навашину. Дальнейшая обработка материала проводилась по общепринятой цитологической методике (Навашин, 1934). Препараты окрашивались гематоксилином Гайденгайна. Для выявления ДНК использовалась реакция Фельгена. Локализация обеих нуклеиновых кислот определялась на люминесцентном микроскопе МЛ-2 с использованием флюорохрома акридинового оранжевого (1 : 10 000).

Рост пыльцевых трубок

Согласно некоторым представлениям (Герасимова-Навашина, 1952) процесс оплодотворения включает в себя не только объединение спермиев с женскими ядрами, но также и прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Пыльца ржи хорошо прорастает на рыльце ячменя; в большинстве случаев одна пыльцевая трубка ржи дорастает до зародышевого мешка ячменя и изливает свое содержимое в одну из синергид. Многие пыльцевые трубки, в изобилии находящиеся в пестике, образуют на концах вздутия, которые в основном заканчиваются слепо (рис. 1). Иногда такие вздутия формируются при слиянии двух пыль-

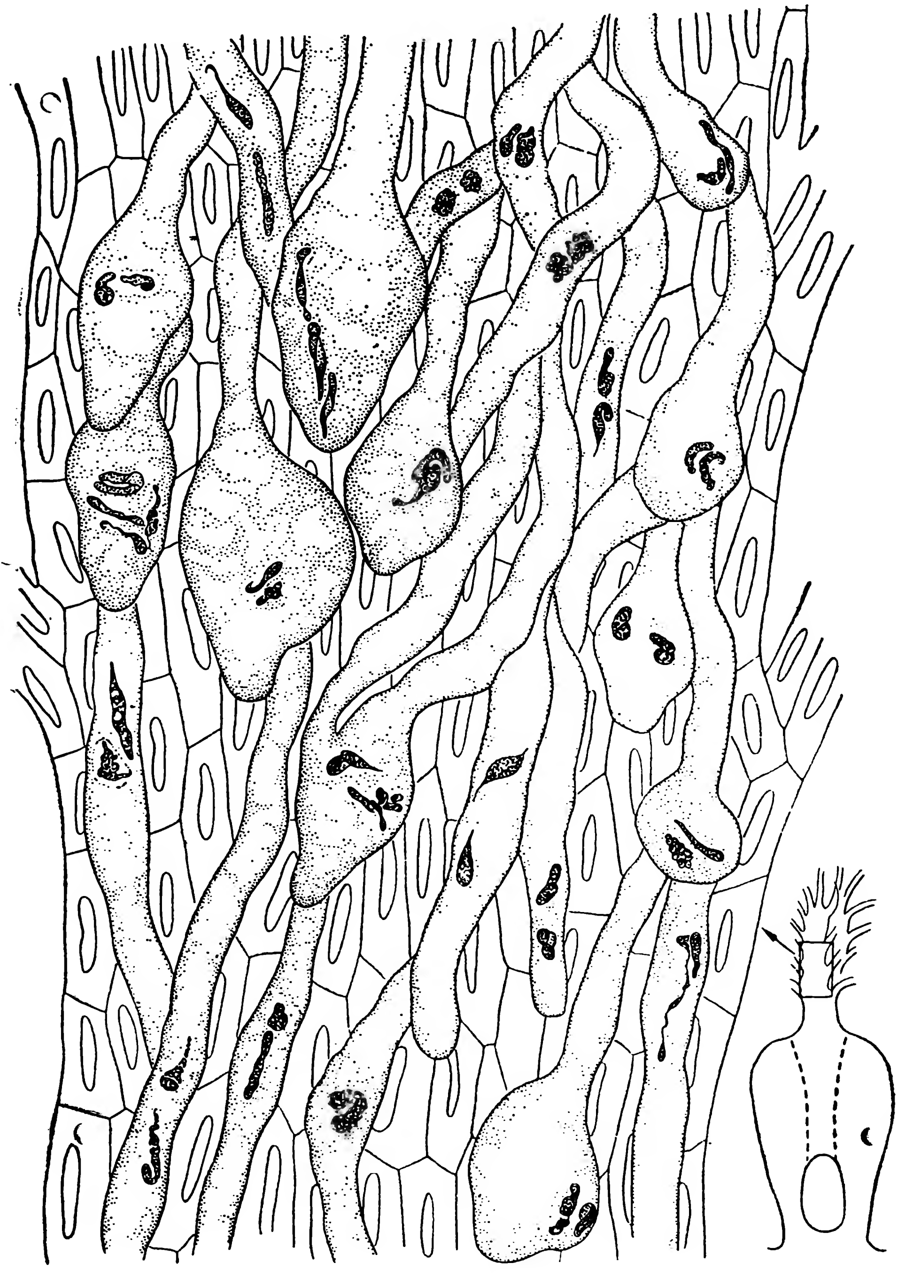


Рис. 1. Пыльцевые трубки ржи в пестике ячменя.

цевых трубок. Подобные нарушения в росте пыльцевых трубок при отдаленных скрещиваниях уже отмечались в литературе (Батыгина и др., 1961; Банникова, 1968). Существует много гипотез, авторы которых пытаются объяснить причины несовместимости между пыльцевыми трубками и тканью пестика; однако ни одна из них не дает достаточно ясной трактовки данного явления (подробный разбор дан в обзоре Худяк и Банниковой, 1968). В комбинации скрещивания ячмень×рожь нарушения в росте пыльцевых трубок сводятся не только к образованию вздутий. Часть пыльцевых трубок прекращает свой рост в пестике, не изменяя своего диаметра. Такие пыльцевые трубки не достигают зародышевого мешка, оплодотворение не происходит. Однако нарушения подобного рода отмечались нами и в тех завязях, где оплодотворение уже произошло, а также в контроле, при опылении *Hordeum vulgare* пыльцой того же вида, но в этих случаях нарушения в росте пыльцевых трубок встречались значительно реже. Форма спермиев в аномальных пыльцевых трубках бывает самой разнообразной, часто даже у спермиев одной пары. Одни спермии становятся согнутыми, другие, наоборот, слишком вытянутыми, лентовидными, иногда один конец спермия вытягивается в очень длинную нить (рис. 1), некоторые спермии бывают закручены. Встречаются и очень разрыхленные и даже вуалеобразные спермии. В небольшом количестве образуются плотные (пикнотические) спермии, дающие очень интенсивную реакцию Фельгена. Вокруг таких пикнотических спермиев всегда наблюдается светлый ореол, тогда как около спермиев, не находящихся в пикнотическом состоянии, такой ореол отсутствует. Подобные картины лизиса спермиев в дегенерирующих пыльцевых трубках и в разрушенных синергидах были отмечены у кукурузы (Коробова, 1962).

Оплодотворение

Как было отмечено выше, пыльцевые трубки ржи во многих случаях дорастают до зародышевого мешка ячменя и изливают свое содержимое в одну из синергид. Процесс сингамии и тройное слияние протекают в некоторых случаях относительно нормально, несущественно отличаясь от таковых в контроле. Через 20 минут после опыления спермии ржи попадают в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка. Спермии в этот момент имеют овальную форму и телофатическую структуру. Они дают очень интенсивную реакцию Фельгена и яркую зеленую люминесценцию при флюорохромировании акридиновым оранжевым. Через 30 минут после опыления спермии расходятся в женские клетки. Форма спермиев изменяется: из овальных они становятся удлиненными и несколько согнутыми. Через 1 час после опыления спермии достигают женских ядер ячменя, вступают с ними в контакт и начинают погружаться в эти ядра. Слияние спермиев быстрее происходит с полярными ядрами, чем с ядром яйцеклетки, что свойственно большинству покрытосеменных. Спермий, растворяющийся на полярном ядре через 1 час после опыления уже выделяет ядрышко, в то время как спермий, сливающийся с ядром яйцеклетки, только несколько разрыхляется. Через 2 часа после опыления продолжается слияние спермиев с женскими ядрами, происходит их дальнейшая деспирализация. Через 4 часа после опыления заканчивается слияние спермия с одним из полярных ядер, в ядре яйцеклетки еще видны остатки хроматина спермия. Через 6 часов после опыления полярные ядра вступают в профазу, а в ядре яйцеклетки заканчивается растворение спермия. В контроле (ячмень×ячмень) этот процесс протекает медленнее — через 6 часов хроматин спермия, объединяющегося с ядром яйцеклетки, еще хорошо виден. Полная деспирализация спермия происходит несколько позже.

При изучении процесса оплодотворения у ячменя нами (неопубликованные данные) было отмечено изменение хроматизации женских ядер во время объединения их со спермиями. Вслед за Герасимовой-Навашиной (1968) мы также считаем, что женские ядра в готовом к оплодотворению зародышевом мешке находятся в периоде G_0.[1] После контакта их со спермиями наступает изменение хроматизации женских ядер. Они начинают давать менее интенсивную реакцию Фельгена и менее яркую зеленую люминесценцию. Под влиянием растворяющихся в них спермиев женские ядра включаются в митотический цикл и переходят в период G_1[2] интерфазы. В период G_1 переходят и спермии, постепенно деспирализуясь и сливаясь с женскими ядрами. Затем ядро зиготы и оплодотворенные полярные ядра вступают в период S[3], после которого они вновь хроматизуются, переходя в период G_2[4] интерфазы. По окончании последнего оплодотворенные ядра приступают к делению. При нормальном течении процесса оплодотворения в скрещивании ячменя с рожью наблюдались аналогичные изменения в хроматизации женских и мужских половых ядер при их объединении.

Наряду с относительно нормальным ходом процесса оплодотворения в исследуемой комбинации скрещивания встречается целый ряд нарушений этого процесса. Эти отклонения могут быть либо незначительными (замедление или ускорение темпов слияния мужских и женских половых ядер), либо значительными, когда оплодотворение совсем не происходит.

Замедление темпов процесса оплодотворения наблюдалось нами при межвидовой гибридизации *Crepis* (Долгова, 1959: Долгова-Хведынич, 1967), а также рядом авторов при отдаленной гибридизации пшеницы (Батыгина, 1966; Федосенко, 1968; Канделаки, 1969). В комбинации скрещивания *Hordeum vulgare*×*Secale cereale* имеет место замедление в слиянии спермиев с полярными ядрами. В норме через 2 часа после опыления спермий, попавший на полярное ядро, уже значительно деспирализуется, выделенное им ядрышко увеличивается в размерах. В случае отставания слияния спермий, попавший на полярное ядро, только начинает растворяться с одного конца, в то время как его второй конец остается довольно плотным (рис. 2, *а*). Ядрышки такими спермиями к этому времени еще не выделяются.

Случаи ускоренного объединения спермиев с женскими ядрами встречаются как в полярных ядрах, так и в ядре яйцеклетки. Так, в полярных ядрах некоторых зародышевых мешков через 2 часа после опыления растворение спермиев уже заканчивается. Объединение спермиев с ядрами яйцеклеток в таких зародышевых мешках также происходит несколько быстрее, чем в норме. Такое ускорение в деспирализации спермиев приводит к тому, что через 6 часов после опыления растворение спермия в ядре яйцеклетки уже заканчивается, в то время как в норме хроматин спермия в ядре яйцеклетки в этот момент еще бывает хорошо виден.

К значительным нарушениям в ходе оплодотворения относятся случаи отсутствия слияния спермиев с обоими женскими ядрами или с одним из них. Сюда прежде всего можно отнести задержку спермиев в синергиде. Синергиды, в которых были обнаружены «задержавшиеся» спермии, оставались неразрушенными. Очевидно, пыльцевые трубки ржи в этих случаях обладали малым количеством цитоплазмы из-за нарушения обменных процессов между трубками и женскими тканями столбика (Львов, 1950; Банникова, 1965). Задержка спермиев в синергиде при отдаленной гибридизации происходит довольно часто. Это явление наблюдали Ху Хань (1959) при скрещивании *Triticum vulgare* Vill.×*Secale cereale*, Долгова (1959), Долгова-Хведынич (1967) при скрещивания *Crepis capillaris*×*C. tectorum,* Беляева (1963, 1968) при межвидовой гибридизации хлопчатника, Батыгина (1959, 1966) и Рахметова (1963) при межвидовом скрещивании пшениц. Оставшиеся в синергиде спермии обычно становились пикнотическими и вокруг них был виден светлый ореол, размеры которого увеличивались по мере дегенерации спермиев. Полярные ядра в таких зародышевых мешках оставались около яйцевого аппарата. В них, как и в ядре яйцеклетки, наблюдалось изменение хроматизации, подобно отмеченному нами для неоплодотворенных женских ядер. В неоплодотворенных полярных ядрах

---

[1] G_0 — период, в котором находятся клетки, временно выключенные из митотического цикла, вследствие увеличения длительности пресинтетического периода.

[2] G_1 — пресинтетический период, в котором происходит подготовка к синтезу ДНК.

[3] S — синтетический период, в котором происходит синтез ДНК.

[4] G_2 — постсинтетический период, в котором происходит синтез особого белка и m-РНК, необходимых для перехода клеток в митоз.

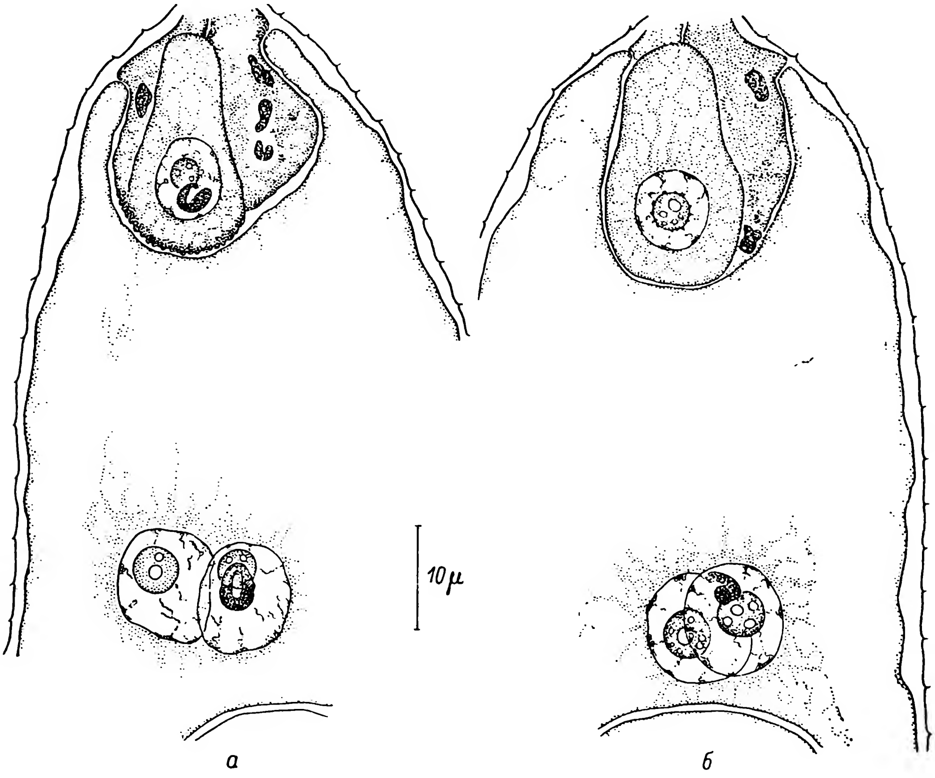


Рис. 2. Нарушения в процессе оплодотворения при опылении ячменя пыльцой ржи.
а — через 2 часа, *б* — через 1 час после опыления.

около ядрышек реакцией Фельгена и акридиновым оранжевым выявляются сгустки хроматина. В ядре яйцеклетки хроматиновые нити становятся более светлыми и начинают располагаться ближе к оболочке ядра. Фельген-положительное кольцо гетерохроматиновых участков хромосом, наблюдавшееся ранее около ядрышка, не выявляется. Позже хроматизация женских ядер «исчезает» и в дальнейшем не восстанавливается. Такие ядра не дают реакции Фельгена и зеленой люминесценции при обработке акридиновым оранжевым, они прекращают свои нормальные функции, проявляя признаки старения). Слияния спермиев с женскими ядрами не происходит и тогда, когда оба спермия попадают в центральную клетку.

Дальнейшие нарушения были связаны с неполным расхождением спермиев. Нам встретился ряд картин (рис. 2, *б*), когда один спермий находился в контакте с полярными ядрами и начинал очень медленное погружение в них, в то время как второй спермий оставался в пространстве между яйцеклеткой и центральной клеткой. По-видимому, в данном случае спермии при выходе из синергиды не достигли того места (район между женскими ядрами), откуда они обычно расходятся в женские клетки. Явление неполного расхождения спермиев отмечали Поддубная-Арнольди (1939) при скрещивании пшеницы с элимусом, Ху-Хань (1959) при гибридизации пшеницы с рожью, Батыгина (1966) при межвидовой гибридизации пшениц, Долгова-Хведынич (1967) при межвидовой гибридизации *Crepis*.

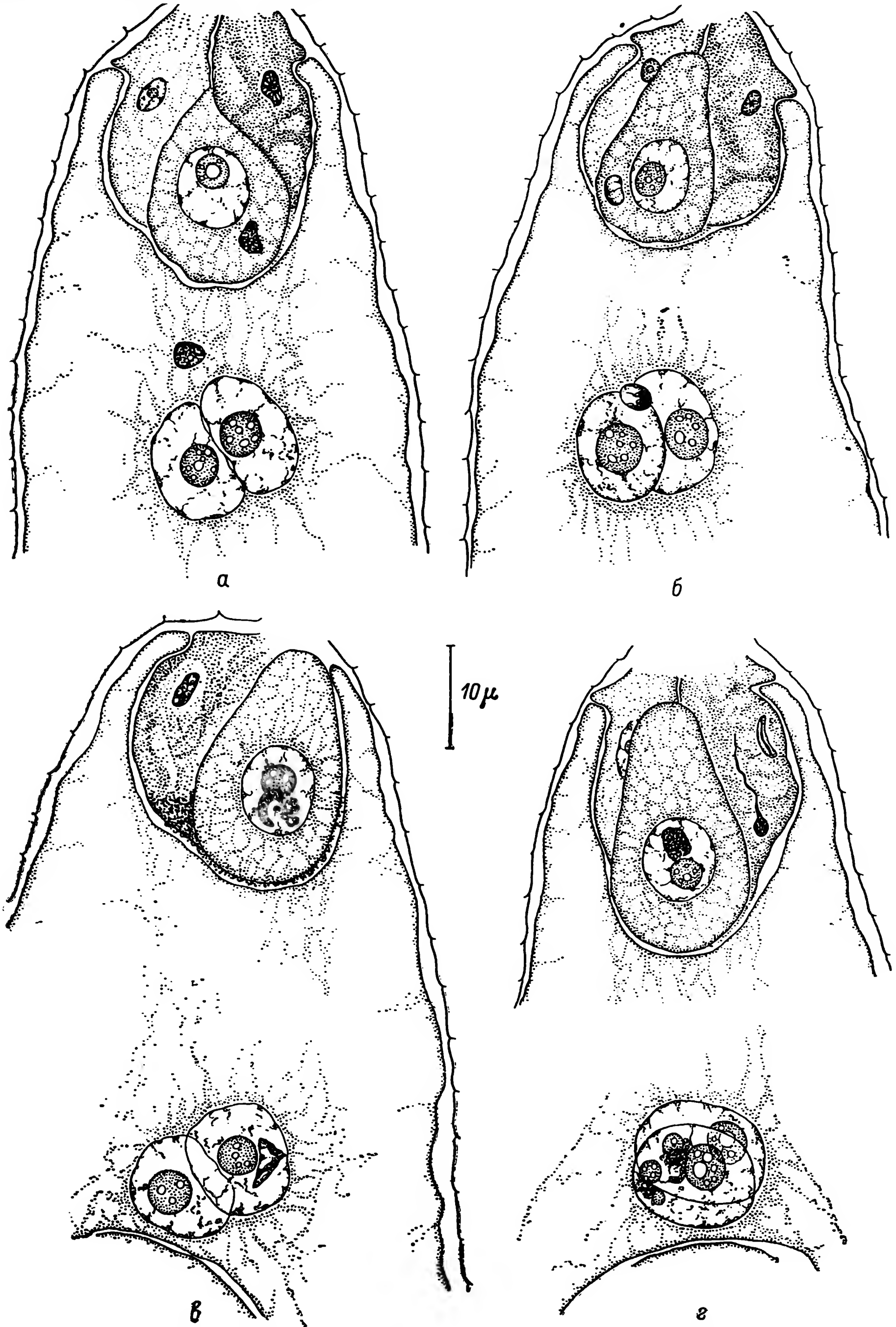


Рис. 3. Нарушения в процессе оплодотворения при опылении ячменя пыльцой ржи.

а, *б* — через 30 минут, *в* — через 1 час, *г* — через 4 часа после опыления.

В некоторых случаях при отдаленной гибридизации расхождение спермиев проходит нормально, и они попадают в женские клетки. Хроматин спермиев приобретает вид сгустков и нитей, что свидетельствует о их дегенерации (рис. 3, *а*). Трудно представить себе, что такие спермии могут слиться с женскими ядрами. Иногда один из спермиев попадает на полярные ядра, в то время как второй остается в цитоплазме яйцеклетки (рис. 3, *б*). Такие спермии обычно несколько набухают и округляются или становятся овальными. Хроматин их сосредоточивается с одной стороны около оболочки. Эти спермии, очевидно, впадают в покой: один — на полярных ядрах, второй — в цитоплазме яйцеклетки. Возможно, что в данном случае произойдет оплодотворение, которое пойдет по несвойственному для этого вида растений постмитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1960). В некоторых случаях встречались картины, когда спермий, попавший на полярное ядро, выделял собственную оболочку и его хроматин сосредотачивался с одной стороны около этой оболочки, в то время как спермий, попавший на ядро яйцеклетки, начинал погружаться в него (рис. 3, *в*). Случаи впадения спермиев в покой на женских ядрах наблюдались нами ранее (Долгова-Хведынич, 1967) при межвидовой гибридизации *Crepis*. Видам *Crepis*, как было установлено Герасимовой-Навашиной (1933, 1947), свойствен премитотический тип оплодотворения. Тем не менее при замедлении слияния спермиев с женскими ядрами, в случае отдаленной гибридизации, тип оплодотворения может меняться, переходя в промежуточный или постмитотический.

Один раз нам встретился случай диспермии в полярных ядрах (рис. 3, *г*). Оба спермия растворялись в одном полярном ядре и были видны как две группы еще не полностью деспирализовавшихся хромосом. В каждой группе хроматина было по два ядрышка разной величины (по одному большому и одному маленькому). Один из четырех вошедших в зародышевый мешок спермиев сливался с ядром яйцеклетки, другой же, оставшись в районе синергиды, дегенерировал. Очевидно, что в этот зародышевый мешок почти одновременно вошли две пыльцевые трубки, спермии которых попали в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой. Расхождение спермиев, вероятно, также было одновременным, или почти одновременным. А тот факт, что два спермия попали на полярные ядра, а по одному в яйцеклетку и в район синергиды, объясняется, по-видимому, тем, что спермии перед своим расхождением в женские клетки занимали разные исходные позиции (одна пара спермиев располагалась непосредственно в районе между женскими ядрами, а вторая — несколько в стороне от этой зоны). При скрещивании двух видов *Cperis* мы наблюдали диспермию в яйцеклетке (Долгова-Хведынич, 1967).

Обсуждение результатов

В исследуемой комбинации скрещивания (*Hordeum vulgare* × *Secale cereale*) несовместимость родительских форм проявлялась уже при прорастании пыльцевых трубок и выражалась в остановке их роста и образовании вздутий. Различные исследователи по-разному объясняют причины несовместимости мужского гаметофита и тканей пестика. Некоторые авторы (Watkins, 1925, 1927, 1932; Thompson, 1930; Kichara a. Nischiyama, 1932, Katauama, 1933; Wakakuwa, 1934; Matsumura, 1936, 1939, 1940) считают, что в основе несовместимости между пыльцевыми трубками и тканью пестика лежат нарушения в числовых взаимоотношениях хромосом. Другие исследователи видят причину несовместимости в нарушении синхронности обменных процессов, происходящих в пыльцевых трубках и тканях, по которым проходит их рост (Львова, 1950; Бритиков, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964).

Ист (East, 1929) предложил иммунологическую гипотезу для объяснения несовместимости между пыльцевыми трубками и тканями пестика. Данные, полученные позже, подтвердили эту гипотезу (Straub, 1947; Lewis, 1952; Linskens, 1953). Льюис и Кроу (Lewis a. Growe, 1958) считают, что явление несовместимости в прогамной фазе контролируется серией аллеломорфов гена S. В комбинации скрещивания *H. vulgare* × *S. cereale* несовместимость пыльцевых трубок ржи с тканями пестика ячменя можно, вероятно, объяснить на основании последней гипотезы.

Все предыдущие гипотезы предполагают, по-видимому, массовые нарушения роста пыльцевых трубок, в то время как гипотеза, выдвинутая Льюисом и Кроу, дает возможность объяснить нарушения в росте единичных пыльцевых трубок и в отдельных пестиках, что в основном и имеет место в исследуемой комбинации скрещивания. Случаи же массового нарушения роста пыльцевых трубок довольно редки. С точки зрения этой гипотезы становятся понятными нарушения в росте пыльцевых трубок при опылении ячменя пыльцой этого же вида.

Несовместимость в зародышевых мешках, как показали наши данные, выражается либо в отсутствии слияния мужских и женских половых ядер, либо в слиянии спермия с ядром яйцеклетки или полярными ядрами. При изучении процесса оплодотворения у *Crepis* (Герасимова-Навашина, 1933, 1947) было показано, что спермии в зародышевом мешке проходят ряд превращений, после которых они могут сливаться с женскими ядрами. Позже рядом исследователей на различных культурах (Коробова, 1959 г.; Батыгина и др., 1961; Беляева, 1963; Савина, 1964) это положение было подтверждено.

Спермии ржи в зародышевом мешке ячменя, очевидно, в некоторых случаях не могут пройти все необходимые для их функционирования превращения; в результате этого спермии ржи иногда, хотя и расходятся в женские клетки, но, не приходя в контакт с их ядрами, дегенерируют в плазме этих клеток. В случае же контакта спермия с женским ядром его слияние с последним может происходить очень замедленно, при этом намечается тенденция к изменению типа оплодотворения.

Как уже отмечалось, спермии ячменя вскоре после контакта с женскими ядрами погружаются в них. Исходя из собственных исследований и имеющихся в литературе данных (Bloch a. Howard, 1960; Bloch, 1962), нами было высказано предположение, что погружение спермиев и одновременное разрыхление их хроматина начинается, вероятно, с того момента, когда протамин спермия снова заменяется на гистон. По-видимому, в это же время происходит частичное ацетилирование гистонов (Олфри и др., 1968). В связи с последним ДНК переходит в активное состояние и обеспечивает синтез РНК. Замена протамина на гистон, ацетилирование последнего и дальнейшее функционирование спермиев возможны только при соответствующем влиянии на них женских ядер. При отсутствии слияния спермиев с женскими ядрами такое влияние, очевидно, ослаблено, либо вовсе не наблюдается, в связи с чем превращения спермиев идут не обычным для них образом. Возможно, что протамин спермия заменяется на гистон, однако замена основных белков друг другом в силу несоответствующих условий происходит чрезвычайно медленно. Хроматин спермия не разрыхляется до того состояния, чтобы начать погружение в женские ядра, а спермий впадает в «покой» (первый период G_1 интерфазы).

Нами уже было отмечено, что наряду с встречающимися нарушениями процесс оплодотворения в описываемой комбинации скрещивания в некоторых случаях проходит более или менее нормально. Такое широкое варьирование морфологических картин в поведении спермиев в зародышевом мешке (от нормального взаимодействия с женскими ядрами до полного отсутствия слияния с ними) несомненно свидетельствует о большой генетической разнородности как мужских, так и женских гамет, участвующих в процессе оплодотворения.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. (1965). Цитоэмбриология отдельных гибридов. II. Нарушения процесса оплодотворения при гибридизации *Nicotiana glutinosa* L. и *N. rustica* L. Укр. бот. журн., 2. — Банникова В. П. (1968). Нарушения в эмбриогенезе при отдаленной гибридизации табаков *Nicotiana paniculata* L.× *N. rustica* L. Бот. журн., 53, 5. — Батыгина Т. Б. (1959). Цитология процесса оплодотворения при отдаленной гибридизации. Тез. координац. совещ. по пробл. «Узловые вопросы цитологии». — Батыгина Т. Б. (1966). Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum*. Бот. журн., 51, 10. — Батыгина Т. Б., О. А. Долгова и С. Н. Коробова. (1961). Поведение пыльцовых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации. ДАН СССР, 136, 6.— Беляева Н. С. (1963). К вопросу оплодотворения у хлопчатника. Изв. АН ТуркмССР, сер. биолог. наук, 5. — Беляева Н. С. (1968). Изучение эмбриональных процессов при скрещивании разнохромосомных видов хлопчатника (*Gossypium barbadense*, *G. herbaceum* L.) (оплодотворение). Изв. АН ТуркмССР, сер. биолог. наук, 1. — Бритиков Е. А. (1954). К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Тр. Инст. физиолог. раст. им. Тимирязева, 8, 2. — Герасимова Е. Н. (1933). Fertilization in *Crepis capillaris*. Cellule, 42. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947). Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57, 4. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1952). К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1960). A contribution to the cytology of fertilization in flowering plants. The Nucleus, 3 (1). — Герасимова-Навашина Е. Н. (1968). Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты. Матер. Всесоюзн. симпозиума по эмбриол. раст. — Долгова О. А. (1959). Цитология процесса оплодотворения при межвидовой гибридизации в роде *Crepis*. Тез. коорд. совещ. по пробл. «Узловые вопросы цитологии». — Долгова-Хведынич О. А. (1967). Оплодотворение при отдаленной гибридизации видов рода *Crepis*. Бот. журн., 52, 6. — Канделаки Г. В. (1969). Отдаленная гибридизация и ее закономерности. — Коробова С. Н. (1961). Процесс оплодотворения у кукурузы. Тр. совещ. по морфогенезу растений. — Коробова С. Н. (1962). К эмбриологии кукурузы. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 5. — Львова И. Н. (1950). Некоторые вопросы цитофизиологии оплодотворения у злаков. Селекция и семеноводство, 9. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологического исследования для селекционных целей. — Олфри В. Б., Б. Пого, А. Пого, Дж. Клейнсмит и А. Мирский. (1968). Метаболическое проведение хроматина. В кн.: Гистоны и перенос генетической информации. — Поддубная-Арнольди В. А. (1939). О скрещиваниях между видами *Triticum* и *Elymus*. ДАН СССР, 24, 4. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Рахметова Г. О. (1963). Процесс оплодотворения при скрещивании мягкой и твердой пшеницы. Вестн. АН КазССР, 11. — Савина Г. И. (1964). Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. Бот. журн., 49, 9. — Худяк М. И. и В. П. Банникова. (1968). Цитоэмбриологические основы явлений несовместимости. Цитология и генетика, 11, 2. — Ху Хань. (1959). Цитоэмбриологические и цитохимические исследования процесса оплодотворения у пшеницы, ржи и гибридов между ними. Автореф. диссерт. — Федосенко В. А. (1968). Цитоэмбриологическое исследование причин трудной скрещиваемости отдаленных видов пшеницы. Автореф. диссерт. — Bloch D. P. (1962). Histone synthesis in non-replicating chromosomes. Journ. Histochem. a. Cytochem., 10, 2. — Bloch D. P. a. J. C. Howard. (1960). Changes in nuclear histones during fertilization, and early embrionic development in the pulmonate smail, *Helix aspersa*. Journ. Biophys. and Biochim., Cytol., 8, 1. — East K. M. (1929). Self-sterility. Bibl. Genet., 5. — Katayama V. (1933). Crossing experiments in certain cereales with special reference to different compatibility between the reciprocal crosses. Memoirs of the college of agriculture. Kyoto imperial university, 27, Gen. Ser., 2 — Kihara H. a. J. Nishiyama. (1923). Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. Japan. Journ. Bot., 6, 2. — Lewis D. (1952). Serological reaction of pollen incompatibility substances. Proc. Roy. Soc. Ser. B., 140. — Lewis D. a. L. Growe. (1958). Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. Heredity, 12, 2. — Linskens H. F. (1953). Physiologische und chemische Unterschiede zwischen selbst und fremdbestaubten Petunien-Griffeln. Naturwissensch., 40, 1. — Matsumura S. (1936). Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. V. Beziehungen zwischen Chromosomenzahlen und Sterilität sowie einigen morphologischen Eigenschaften in der F_2 Generation des Bastarder *Tr. polonicum*×*Tr. spelta*. Japan. Journ. Bot., 8. — Matsumura S. (1939). 20-jährige zytogenetische Untersuchungen des pentaploiden Weizenbastards zwischen Emmer und Dinkelreihenzüchtung, 10. — Matsumura S. (1940). Further investigations on the pentaploid *Triticum*-hybrids. X. Crossing experiments with mixes pollen. Japan. Journ. Bot., 10. — Straub J. (1947). Zur Entwicklungs physiologie der Selbststerilität von *Petunia*. II. Das Prinzip des Hemmungsmechanismus. Zeitschr. Naturforsch., 2. — Thompson W. P. (1930). Causes of difference in succes of reciprocal interspecific crosses. Amer. Natur., 64. — Wakakuwa Sh. (1934). Embriological studies on the different seed-development in reciprocal interspecific crosses of wheat. Japan. Journ. Bot., 7, 1—2. — Watkins A. E. (1925). Genetic and cytological studies in wheat. II. Journ. Gen., 15, 3. — Watkins A. E. (1927). Genetic and cytological studies in wheat. III. Journ. Gen., 18, 3. — Watkins A. E. (1932). Hybrid sterility and incompatibility. Journ. Gen., 25, 2.

Институт ботаники
Академии наук
Украинской ССР.
Киев.

(Получено 10 XI 1969).

SUMMARY

In the cross *Hordeum vulgare* L. × *Secale cereale* L. the incompatibility of parental forms becomes obvious already at the time of the growth of pollen tubes and is manifested as the cessation of their growth and the formation of swellings. The shape of sperms in abnormal pollen tubes is extremely variable. In embryosacs the incompatibility is expressed either as the failure of the fusion of the male and female sexual nuclei or as the fusion of the sperms only with the nucleus of the egg cell or with the polar nuclei. Alongside of the cases of disturbances in fertilization, there are some instances of a relatively normal course of this process, the changes in the chromatization of the male and female sexual nuclei being the same as those taking place in the course of fertilization in barley. In cases of disturbances in fertilization abnormal changes in the chromatization of female and male sexual nuclei were observed.

УДК 561 : 578.8.094.81+581.33.2 (235.222)

Р. Я. Абузярова

СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ЮЖНОГО АЛТАЯ (УРОЧИЩЕ БУХТАРМА)

С 3 таблицами рисунков

R. J. ABUZIAROVA. SPORE-POLLEN COMPLEXES IN THE SOUTH OF THE ALTAI (LOCALITY BUKHTARMA)

Рассмотренные спорово-пыльцевые комплексы Бухтармы показывают, что в районе Южного Алтая существовали хвойно-широколиственные леса с участием вечнозеленых элементов (*Magnolia*, *Myrica*, *Ilex* и др.), немного выше произрастали хвойные леса и на пониженных участках — *Alnus*, *Salix*, *Pterocarya* и др.

Среди спор более разнообразно представлена *Osmunda*, единично *Cyatheaceae*, *Lycopodiaceae*, из пыльцы трав — *Gramineae*, *Typhaceae*, *Chenopodiaceae*, *Diervilla*, *Sparganium*, *Xanthophyllum*.

Первые растительные остатки, собранные Н. А. Соколовым в нижнем течении р. Бухтармы (в 170 км от Зыряновского рудника и в 18 км восточнее ст. Алтайской), были описаны И. Ф. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1887), возраст флоры им был определен плиоценом, возможно миоценом.

Для более детального изучения флоры Бухтармы в 1955 г. была организована палеоботаническая экспедиция под руководством В. С. Корниловой, которая собрала большую коллекцию отпечатков растений и проб для спорово-пыльцевого анализа.

На основании определения новой коллекции растительных отпечатков возраст флоры Бухтармы Корнилова (1966) датировала верхним олигоценом. В 1960 г. автор данной статьи приступила к изучению спорово-пыльцевых комплексов по материалам, любезно переданным в наше распоряжение Корниловой.

Данные анализа образца № 113 (Абузярова, 1962) показали наличие спор и пыльцы следующих растений: *Pinus* cf. *sibirica*, *P. silvestris*, *Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Cupressus*, *Hamamelis*, *Myrica*, *Juglans*, *Carya*, *Pterocarya*, *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Celtis*, *Fagus*, *Castanea*, *Quercus*, *Magnolia*, *Ilex*, *Acer*, *Myricaceae*, *Gramineae* и др.

Возраст флоры определен широко олигоценом. Ниже приводятся результаты обработки образцов породы (около 50 штуфов), собранных у левого притока р. Бухтармы, в 3 км к юго-западу от пос. Чингиз-Тай, в обрывах Кок-Терек. Все зарисовки сделаны при увел. 580—780 (таблицы I—III).

Обрывы Кок-Терек сложены серыми слоистыми глинами, желто-коричневыми и серовато-зелеными песчанистыми глинами с большим содержанием гальки и валунов. Почти все собранные образцы пород содержали органические остатки (споры и пыльцу), результаты изучения которых и послужили материалом для данной статьи.

Вышеприведенный спорово-пыльцевой комплекс показывает, что во флоре Бухтармы весьма богато и разнообразно представлена пыльца покрытосеменных растений, также разнообразна и пыльца голосеменных

После суммирования спектров всех образцов составлен общий список спорово-пыльцевого комплекса (участие видов обозначено в %)

Lycopodiaceae	0—0.5 (не во всех образцах)
Cyatheaceae	Единично
Osmunda sp.$_1$	0—2 (во всех препаратах, богатых спорами и пыльцой)
Osmunda sp.$_2$	0—2
Osmunda cf. *cinnamomea* L.	0—2
Ginkgo cf. *biloba* L.	0—0.3 (довольно часто в образце 113)
Taxodiaceae	0—1
Glyptostrobus sp.	(Единично в некоторых препаратах)
Abies cf. *sibirica* Ledeb.	0—5.3
Picea sp.	0—1.5
Cedrus sp.	Единично
Cedrus aff. *atlantica* Manetti	»
Tsuga crispa Zakl.	0—2.5
Tsuga sp.	0—1
Podocarpus sp.	0—0.5
Pinus подрода *Haloxylon*	0—1.4
P. silvestriformis Vojc.	0—5
P. cembraeformis Zakl.	0—1.5
P. strobiformis Zakl.	0—1.5
P. sibiriciformis Zakl.	0—2.3
Pinus sp.	0—6.6
Pinaceae	Единично
Cupressaceae	0—1
Ephedra sp.	0—0.5
Salix sp.	0—0.5
Juglans polyporata Vojc.	0—4.5
Juglandaceae	Единично
Pterocarya oligoceniaca Vojc.	0—5.5
Carya spackmania Traverse	0—1.5
Carya группа *Pecan* (Marsh.)	0—0.3
Corylus cf. *avellana* L.	0—3.5
Betula sp.	0—3.8
Betulaceae	0—0.5
Alnus cf. *incana* (L.) Moench	0—15
Alnus sp.	0—5
Carpinus cf. *betulus* L.	0—1
Fagus sp.	0—0.5
Castanea sp.	0—0.3
Quercus sp.	0—0.5
Celtis sp.	0—0.7
Zelkova aff. *serrata* (Thunb.) Makino	0—1
Ulmus sp.$_1$	0—3.5
Ulmus sp.$_2$	0—5
Ulmus cf. *americana* L.	0—7
Ulmaceae	0—1
Magnolia sp.	0—1.5
Magnolia sp.$_1$	0—1.8
Magnoliaceae	0—1
Hamamelis sp.	0—0.3
Rhus sp.	Единично
Ilex sp.	0—0.3
Acer sp.	0—2
Myrtaceae	Единично
Tilia cf. *cordata* L.	0—6
Tilia sp.$_1$	0—1
Tilia sp.$_2$	0—1.5
Myricaceae	Единично
Cornus sp.	»
Onagraceae	0—0.5
Ericaceae	0—1.5
Typhaceae	Единично
Sparganium sp.	0—1.5
Gramineae	0—1.3
Chenopodiaceae	0—0.6
Nymphaeaceae	0—1
Compositae	0—1
Diervilla sp.	0—0.6

Tetroporina sp.	Единично
Polygalaceae cf. *Xanthophyllum*	0—0.6

растений. Споры папоротников и плауновых в спектрах присутствуют сравнительно в небольшом количестве, *Polypodiaceae*, *Cyatheaceae*, *Lycopodiaceae* отмечены лишь в некоторых образцах, а споры из сем. *Osmundaceae* встречаются довольно часто.

Не менее интересен состав пыльцы голосеменных растений. Встречена пыльца новых родов, ранее не отмеченных по отпечаткам листьев. Пыльца голосеменных составляет около 25%, преобладает пыльца *Pinus* (более 6 видов), несколько меньше пыльцы *Abies, Picea, Cedrus,* нескольких видов *Tsuga* (пыльца *Tsuga crispa* Zakl. характерна в основном для олигоценовых отложений). Пыльца *Ginkgo* встречается во многих препаратах образца № 113, зерна ее по своему очертанию и размерам напоминает пыльцу *Ginkgo biloba*. Присутствие в спорово-пыльцевом спектре пыльцы гинкговых представляет собой большой интерес, так как урочище Бухтарма — самое позднее местонахождение *Ginkgo* в Казахстане.

Среди покрытосеменных большим распространением пользуется пыльца *Alnus*. В несколько меньшем количестве отмечена пыльца *Betula*, *Carpinus, Corylus* и пыльца сем. *Juglandaceae*. Весьма интересно большое разнообразие пыльцы *Juglandaceae,* наблюдаемое не только в пределах семейства, но даже и у отдельных родов. Так, например, кроме пыльцы *Carya spackmania* Traverse, характерной для олигоценовой флоры Западной Сибири (Бойцова, Панова, 1967). здесь зарегистрирована пыльца из группы *Pecan* (Куприянова, 1965). Кроме того, отмечена пыльца *Pterocarya oligoceniaca* Vojc., *Juglans polyporata* Vojc. и пыльца, определенная только до семейства.

В спорово-пыльцевом спектре довольно разнообразно представлена пыльца семейств *Fagaceae*, *Tiliaceae* и *Ulmaceae*. Среди последнего, кроме обычных представителей рода *Ulmus,* обнаружена пыльца *Celtis* и *Zelkova* (последняя по очертаниям и скульптуре экзины пыльцевых зерен напоминает пыльцу *Zelkova serrata*).

Довольно часто встречалась пыльца сем. *Magnoliaceae* (несколько форм). Ископаемая пыльца *Magnolia* встречается в палеогеновых отложениях Советского Союза (Казахстана). В горных районах Казахстана она отмечалась как реликт во флоре неогена (Абузярова, 1966).

Небольшое участие в растительном покрове принимали представители сем. *Ericaceae*: единичные пыльцевые зерна *Myrtaceae*, *Myricaceae*, *Cornus, Rhus, Ilex* отмечены лишь в некоторых образцах.

Интересно наличие в комплексе пыльцы рода *Xanthopyllum* из сем. *Polygalaceae*. И. М. Покровской (1966) пыльца исходовых приводится из среднеолигоценовых отложений Запорожской области, Токмакского района, пос. Терноватый. Пыльца травянистых растений сем. *Onagraceae, Gramineae, Compositae, Chenopodiaceae* встречена в небольшом количестве.

Данные спорово-пыльцевого анализа позволяют выделить на территории Южного Алтая (Бухтарма) несколько экологических групп. В смешанных лесах преобладали широколиственные породы — *Juglandaceae, Fagaceae, Ulmaceae*, *Tiliaceae* с участием *Magnoliaceae*, а из голосеменных — *Tsuga;* в подлеске встречались вечнозеленые растения — *Myricaceae*, *Ericaceae*, *Myrtaceae*, *Ilex* и др.

Большое разнообразие и обилие пыльцы хвойных пород указывает на наличие чисто хвойных лесов, которые при поясном распределении растительности вероятно были расположены несколько выше широколиственных. На пониженных участках произрастали *Alnus*, *Salix*, *Pterocarya*, может быть также и *Taxodium*, хотя пыльца последнего в комплексе встречается в небольшом количестве. В тени подлеска ютились папоротники *Polypodiaceae*, *Osmundaceae*, *Syatheaceae*. Около озер, по-видимому, росли прибрежные растения: *Sparganium*, виды *Nymphaeaceae*, *Typhaceae* и некоторые злаки. Присутствие пыльцы представителей сем. *Chenopodiaceae*, *Composidae*, *Gramineae* и *Ephedra* указывает на наличие открытых пространств, хотя их пыльца в комплексе встречена в незначительном количестве.

Сравнивая наши комплексы с верхнеолигоценовым комплексом «собственно» ашутасской свиты (Ржаникова, 1968), мы видим, что общими родами и семействами для обоих комплексов являются *Lycopodiaceae, Ginkgo, Tsuga, Picea, Pinus, Abies, Taxodiaceae, Cupressaceae. Glyptostrobus*, *Hamamelidaceae*, *Myrica*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Magnoliaceae*, *Ilex*, *Acer*, *Tilia, Ericaceae, Sparganium, Chenopodiaceae, Nymphaeaceae, Onagraceae, Tetroporina.* Комплекс Бухтармы отличается отсутствием в его составе пыльцы *Liquidambar*, *Alismataceae*, *Papaveraceae*, *Leguminosae*, *Cruciferae*, *Violaceae*, *Valerianaceae*, в то же время в комплексе Ашутаса не зарегистрирована пыльца *Cedrus*, *Podocarpus*, *Celtis*, *Zelkova*, *Castanea*, *Cornus*, *Rhus*. Кроме того, в комплексе Бухтармы в большом разнообразии представлена пыльца сем. *Pinaceae*. Присутствие в комплексе Ашутаса пыльцы травянистых растений, которые отсутствуют в комплексе Бухтармы, по-видимому, объясняется тем, что в районе Ашутаса во время отложения флороносных горизонтов значительное место занимали открытые пространства — равнины, в то же время в районе Бухтармы уже наблюдалась некоторая расчлененность рельефа.

Сопоставляя спорово-пыльцевые комплексы Бухтармы с верхнеолигоценовыми комплексами Западной Сибири (верхнезнаменской свиты), приведенными в работе Л. А. Пановой (1966), нетрудно заметить, что общими родами, видами и семействами будут: *Polypodiaceae*, *Osmunda*, *Picea*, *Pinus sibiriciformis*, *P. strobiformis*, *P. cembraeformis*, *Tsuga crispa*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Ephedra*, *Sparganium*, *Gramineae*, *Salix*, *Myrica*, *Juglans, Pterocarya, Carya, Betula, Alnus, Corylus, Carpinus, Quercus, Fagus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Magnolia*, *Chenopodiaceae*, *Rhus*, *Ilex*, *Acer*, *Ericaceae.* Наш комплекс отличается от вышеуказанного отсутствием в его составе пыльцы сем. *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Schrophulariaceae* и пыльцы *Trapa*, *Sciadopitys*, *Liriodendron*, *Platanus*.

При сравнении спорово-пыльцевого комплекса Бухтармы с нижнемиоценовыми комплексами с р. Шиш, р. Кизак и др. (абросимовская свита) Западной Сибири, по данным Л. Г. Марковой, З. А. Кругловой (1957) и др. мы отмечаем также значительное число общих форм — *Lycopodiaceae, Polypodiaceae, Osmunda, Podocarpus, Abies, Picea, Tsuga, Pinus* (несколько форм), *Taxodiaceae*, *Ephedra*, *Salicaceae*, *Juglans*, *Myrica*, *Carya*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Castanea*, *Quercus, Fagus, Ilex, Acer, Ulmus, Rhus, Tilia, Nyssa, Ericaceae, Myrica, Sparganiaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Onagraceae, Compositae.* Отличается наш комплекс от миоценового комплекса отсутствием в его составе спор *Sphagnum*, *Selaginella* и пыльцы — *Sequoia*, *Castanopsis*, *Liquidambar*, *Trapa*, *Sterculiaceae*, *Umbelliferae*, *Polygonaceae*, *Rubiaceae*, в то же время в миоценовом комплексе отсутствует пыльца *Ginkgo*, *Cedrus, Magnoliaceae, Cornus, Nymphaeaceae, Typhaceae, Gramineae, Polygalaceae*, *Zelkova*, *Celtis*, *Hamamelis*, *Myrtaceae* и *Diervilla*.

По разнообразию хвойных пород, в частности сем. *Pinaceae*, наличию пыльцы *Podocarpus* и богатому составу широколиственных пород флора Бухтармы более тяготеет к вышеуказанным флорам Западной Сибири, чем к флорам Ашутаса.

Таким образом, сопоставление спорово-пыльцевых комплексов Бухтармы с комплексами верхнего олигоцена Ашутаса и тем более с верхнеолигоценовыми и нижнемиоценовыми комплексами Западной Сибири показывает, что эти комплексы как по составу, так и по облику сходны между собой. Это типичная тургайская флора с наличием широколиственных теплолюбивых пород с примесью вечнозеленых растений, многие современные аналоги этой флоры можно наблюдать в Юго-Восточной Азии и в Северной Америке.

Отсутствие резкого различия между олигоценовыми и миоценовыми комплексами Западной Сибири и комплексами Бухтармы не позволяет точнее датировать возраст последних; мы считаем возможным (на основании изучения спорово-пыльцевых комплексов) определить возраст флоры Южного Алтая (Бухтармы) как верхнеолигоценовый и нижнемиоценовый.

Дальнейшее более длительное изучение ископаемых растений с применением различных палеоботанических методов позволит точнее определить возраст этой флоры.

Обобщая сказанное, мы приходим к следующим выводам.

1. Ископаемая флора Бухтармы весьма богата и разнообразна. Она состоит из 69 форм спор и пыльцы, относящихся к 32 семействам; до родов определены 23 формы, до видов — 19, остальные определены лишь до семейств.

2. В спорово-пыльцевых комплексах преобладает пыльца покрытосеменных растений, в большом разнообразии встречается пыльца *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Tiliaceae* и др.; большую роль играет пыльца *Pinaceae—Pinus* (несколько видов), *Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Tsuga*.

3. Впервые в Южном Алтае встречены ископаемые споры и пыльца *Lycopodiaceae, Cyatheaceae, Osmunda, Pinus* (6 видов), *Ginkgo, Podocarpus, Cedrus, Tsuga, Ephedra, Carya* (2 вида), *Celtis, Myrtaceae, Magnolia. Hamamelis*, *Muricaceae*, *Cornus*, *Ilex*, *Ericaceae*, *Typhaceae*, *Sparganium*, *Gramineae*, *Nymphaeaceae*, *Chenopodiaceae*, *Onagraceae*, *Compositae*, *Polygalaceae*, *(Xanthophyllum)*, *Diervilla*.

4. Характерно для Бухтарминских спорово-пыльцевых комплексов присутствие пыльцы субтропических растений — *Magnolia*, *Ilex*, *Myricaceae, Myrtaceae, Cornus, Hamamelis* и др.

5. Флора Бухтармы по наличию общих ископаемых форм близка к ашутасской флоре Зайсанской впадины, а с флорами верхнего олигоцена (верхнезнаменская свита) и нижнемиоценовыми (абросимовская свита Западной Сибири ее сближает также большое разнообразие пыльцы покрытосеменных растений и пыльцы хвойных пород; исходя из этого возраст флоры Бухтармы мы можем датировать верхним олигоценом—нижним миоценом.

6. Климат во время отложения флороносных горизонтов Южного Алтая (Бухтарма) был умеренно теплым и влажным.

ЛИТЕРАТУРА

Абузярова Р. Я. (1962). К ископаемой флоре Южного Алтая (урочище Бухтарма). Сборник рефератов научных работ, I. Казахский государственный университет. — Абузярова Р. Я. (1966). Неогеновые флоры горных районов Средней Азии и Южного Казахстана. В сб.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. — Бойцова Е. П. и Л. А. Панова. (1967). Комплексы спор и пыльцы из континентальных отложений палеогена и неогена Западно-Сибирской низменности и Казахстана. Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР. — Корнилова В. С. (1966). Очерк истории флоры и растительности Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных. — Маркова Л. Г. и З. М. Круглова. (1957). Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя и кайнозоя. В сб.: Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Западно-Сибирской низменности. — Панова Л. А. (1966). Палеопалинология. Тр. ВСЕГЕИ, III, 141. — Покровская И. М. (1966). Споры и пыльца из палеогеновых отложений. Палеопалинология. Тр. ВСЕГЕИ, III, 141. — Ржаникова Л. Н. (1968). Палинологическая характеристика палеогена и неогена Зайсанской впадины. — Самойлович С. Р. (1963). Морфология пыльцы семейства платановых. В кн.: Основы палеонтологии. — Schmalhausen I. (1887). Über tertiare Pflanzen aus dem Thale Flüsses Buchtarma, am Fusses des Altaigebirges. Palaeontographica, XXXIII.

Казахский государственный
университет,
Алма-Ата.

(Получено 3 XI 1967).

SUMMARY

In the spore-pollen complexes in the south of the Altai Mts. there prevails the pollen of angiosperms, among which the pollen of broadleaved trees, such as *Juglandaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae* and of small-leaved trees, such as *Betulaceae*, is represented most diversely. The pollen of gymnosperms (*Pinaceae*) is also abundantly represented in the complex; somewhat less abundant is the pollen of such families as *Taxodiaceae*, *Podocarpaceae*, *Ginkgo* and others.

The following taxa are reported from the south of the Altai for the first time: *Lycopodiaceae*, *Osmundaceae*, *Pinus* (6 forms), *Ginkgo*, *Podocarpus*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Ephedra*, *Carya*, *Celtis*, *Myrtaceae*, *Magnolia*, *Hamamelis*, *Myricaceae*, *Cornus*, *Ilex*, *Ericaceae*, *Typhaceae*, *Sparganium*, *Gramineae*, *Nymphaeaceae*, *Chenopodiaceae*, *Onagraceae*, *Compositae*, *Polygalaceae*, (*Xanthophyllum*), *Diervilla*.

As it can inferred from the composition of the complexes, the climate of the southern part of the Altai was warm-temperate and humid. The flora of Bukhtarma has many common representatives with the Ashutaian flora of the Zaisan Depression. It is similar to the floras of the Upper Oligocene and the Lower Miocene of Western Siberia not only in the existence of many common representatives, but also in the diversity of the pollen of both angio- and gymnosperms; therefore, the age of the flora of the South Altai (Bukhtarma) can be dated as the Upper Oligocene—Lower Miocene.

УДК 581.9 : 581.526.535 (282.252.1)

А. П. Нечаев и З. И. Гапека

ЭФЕМЕРЫ МЕЖЕННОЙ ПОЛОСЫ БЕРЕГОВ НИЖНЕГО АМУРА

С 1 рисунком

A. P. NECHAYEV AND Z. I. GAPEKA. THE EPHEMEROUS PLANTS OF THE INUNDATION ZONE OF THE RIVER-BANKS IN THE LOWER COURSE OF AMUR

Впервые описывается новая группа растений — эфемеры меженной полосы берегов Нижнего Амура. Для них характерен краткий (до 30 дней) период развития, быстрое появление одновременно со спадом воды и полное исчезновение после начала паводка. Среди них выделены облигатные, встречающиеся только на меженной полосе, и факультативные, иногда отмечаемые на других местообитаниях. Последние подразделены на пойменно-луговые и рудеральные. Приводится перечень эфемеров меженной полосы берегов Нижнего Амура с указанием типа ареала, принадлежности к экологической группе и пунктов распространения на отрезке долины от Хабаровска до Николаевска. Описываются сроки появления, условия обитания, связь с динамическим субстратом эфемеров. После регулирования стока облигатные эфемеры исчезнут с берегов Нижнего Амура.

К меженной полосе берега относится затопляемая в паводки нижняя часть илистого, песчаного или галечного пляжа, появляющаяся и расширяющаяся вслед за падением уровня воды в межень. В период между паводками эта полоса берега служит местом поселения однолетних растений-эфемеров, завершающих все стадии онтогенеза в течение 4—6 недель.

На меженной полосе процесс диссеминации эфемеров нарушается то подъемами, то спадами воды, всходы развиваются на обнаженном субстрате. Жизненный цикл эфемеров меженной полосы с наступлением паводка может оборваться на любой стадии онтогенеза, иногда же меженная полоса берега в течение нескольких летних периодов остается под водой.

Эфемеры меженной полосы берегов Нижнего Амура почти не привлекали внимания ботаников. Известна единственная сводка об отмельных видах области муссонного климата Восточной Азии, включающая бассейн Амура (Ворошилов, 1968). Указания на отдельные виды эфемеров с берегов Амура наряду с остальными видами флоры Приамурья встречаются на страницах определителей (Комаров и Клобукова-Алисова, 1932; Комаров, 1949—1950; Воробьев и др., 1966).

Нами изучался нижний отрезок долины Амура от Хабаровска до Амурского лимана, общей протяженностью около 1000 км. Основные задачи нашего исследования: а) выявление видового состава эфемеров меженной полосы берега; б) изучение особенностей биологии эфемеров, выявление экологических групп и определение географического типа ареала растений меженной полосы берега.

После предстоящего урегулирования русла Амура, сооружения каналов, плотин и гидростанций в результате установления на многие десятки лет постоянного уровня воды большинство облигатных эфемеров, приспособленных к меженным условиям, исчезнет с берегов реки. Мы надеялись в результате нашей работы сохранить для науки все, что возможно, об этой интересной группе растений.

Полевой материал собран в летние периоды 1964—1968 гг. в экспедициях, которые были проведены Хабаровским и Комсомольским педагогическими институтами с участием студентов химико-биологического и естественно-географического факультетов. Полевые исследования велись в окрестностях населенных пунктов (следуя с юга на север): г. Хабаровск, сс. Князе-Волконка, Петропавловка, Малмыж, Болонь, г. Комсомольск, сс. Нижняя Тамбовка, Шелехово, Киселевка, Софийское, Мариинское, Булава, Богородск, Нижняя Гавань, Сусанино, Тыр и г. Николаевск-на-Амуре.

Нижний Амур, как и все Приамурье, входит в область муссонного климата умеренных широт Восточной Азии. В связи с муссонной циркуляцией воздушных масс межень на Нижнем Амуре в идеальном случае длится всю зиму, переходит на весну и продолжается до первой половины лета, прерывается летним паводком, вторично начинается во второй половине лета и завершается поздней осенью. В редкие годы после неоднократных паводков эта правильность нарушается и межень повторяется несколько раз на протяжении вегетационного периода. Летом 1968 г., в год спокойного Солнца, межень, не считая кратковременных и небольших паводков, тянулась все лето до глубокой осени.

Чтобы понять взаимосвязь развития эфемеров и экологических условий, необходимо рассмотреть особенности формирования меженной полосы берега Нижнего Амура. Для берегов Нижнего Амура, за исключением некоторых участков каменистых обнажений, характерно простое строение субстрата. Песчаные берега в пределах обширных депрессий формируются путем постоянного наложения слоев пойменного аллювия.

В типичном случае различаются два основных этапа формирования песчаной косы. Сперва под влиянием динамических процессов водной среды под водой образуется песчаная отмель. Протекающая над отмелью вода, встречая препятствие, сбавляет скорость и откладывает первые порции песка. Постепенно темпы движения воды все более сокращаются. Вслед за крупной фракцией песка на отмель откладываются все более мелкозернистые песчаные наносы.

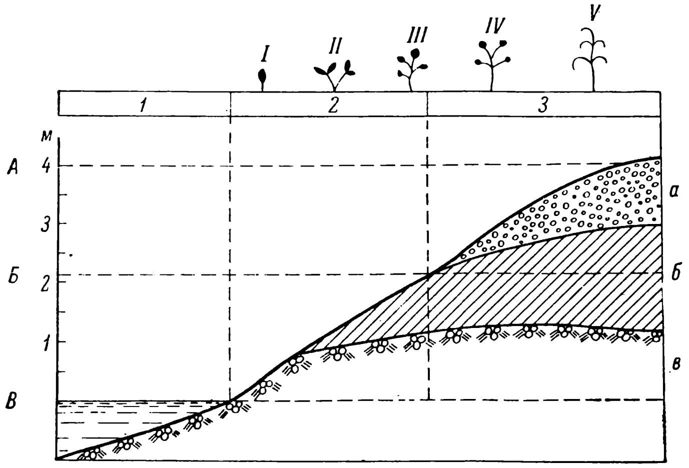
Второй этап наступает после появления первичной отмели над меженным уровнем реки с возникновением косы. Нарастание песчаной косы происходит не сверху вниз, как отмели под водой, а снизу вверх по течению реки. Горизонты меженной полосы, находящиеся под непосредственным воздействием струи потока, принимают все новые порции аллювия, наращиваясь по мере падения уровня воды. В результате этого процесса меженная полоса берега принимает (по профилю) полого-выпуклую форму, на ней различаются наиболее ранняя повышенная, выпуклая и только что обнаженная вогнутая молодая части с разницей высотных отметок 1—2 м и более с последовательной серией промежуточных уровней (см. рисунок).

Для каждого уровня поверхности полосы характерны определенный состав и крупность аллювия, толщина верхнего сухого слоя и глубина до уровня влажного слоя и до фильтрующейся внизу воды, температурный режим разных слоев песка. Повышение отличается наиболее крупным песком, низким уровнем влажного горизонта и наибольшей глубиной фильтрующейся воды, резкими колебаниями температуры в поверхностном слое в течение суток, значительной засушливостью местообитания. В пониженной части этой полосы, наоборот, откладывается относительно мелкий песок вперемежку с прослойками ила, всегда избыточно увлажненный по всей толще, относительно малые колебания температуры. Промежуточные части меженной полосы обнаруживают средние показатели по этим факторам.

В зависимости от степени увлажнения толща песчаного аллювия делится сверху вниз на ксерострат, мезострат и гидрострат (Нечаев, 1967). Повышенная часть меженной полосы отличается наибольшей мощностью ксерострата и наибольшей глубиной до уровня гидрострата. На пониженной части меженной полосы, наоборот, отсутствует ксерострат, выклинивается мезострат и поверхность представлена только гидростратом. С началом спада воды сперва появляется тонкий и все более углубляющийся мезострат, на более поздних этапах—ксерострат, постоянно распространяющиеся на нижнюю часть меженной полосы (см. рисунок).

Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура по отношению к межени разделены нами на две основные генетические группы—облигатных и факультативных эфемеров.

Первая группа — облигатные эфемеры меженной полосы берега. В процессе узколокальной эволюции облигатные эфемеры освоили самую низкую полосу берега, находящуюся между уровнями наиболее частых паводков и меженей. Эти растения занимают всегда интенсивно освещенный, с постоянно изменяющимся увлажнением, освобождающийся от воды субстрат.



Схематический профиль меженной полосы берега и идеального распределения эфемеров на отдельных стадиях онтогенеза.

Поверхности: 1 — воды в Амуре; 2 — нижней части, 3 — верхней части меженной полосы. *Уровни воды*: А — самого высокого паводка, Б — среднего, В — межени. *Слои субстрата*: а — ксерострат, б — мезострат, в — гидрострат. *Фазы онтогенеза*: I — всход, II — вегетация, III — цветение, IV — плодоношение, V — увядание.

К этой группе относятся однолетники, успевающие в течение 4—6 недель пройти все стадии онтогенеза, от прорастания семени до созревания новых семян, и не встречающиеся за пределами меженной полосы. Для них характерны мочковатая или стержневая корневая система, кустистая, приземистая или стелющаяся форма побегов, узкие ярко-зеленые, по краю цельные листья, иногда сходные с листьями суккулентов. Цветки, а позднее плоды, сближенными пучками сидят в пазухах листьев, или занимают терминальное положение. Семена мелкие, обтекаемой формы, после созревания остаются на месте и разносятся вдоль береговой полосы паводковыми водами.

Зиму и периоды длительных паводков, иногда продолжающихся бо́льшую часть лета или в редкие годы даже весь вегетационный период, облигатные эфемеры переживают в виде семян. Застрявшие среди частиц субстрата, часто в тонком слое ила, семена под водой сохраняют всхожесть до наступления очередной межени. В моменты отступания воды семена одних видов проходят тепловую стратификацию, других — скарификацию между частицами субстрата, что способствует быстрому появлению всходов и прохождению последующих стадий онтогенеза.

В случае если межень, наступившая во второй половине лета, продолжается до поздней осени, то вслед за отступающим урезом воды на обнажающемся субстрате друг за другом появляются новые поколения особей одного и того же вида. В результате на поперечной линии меженной полосы берега обнаруживаются растения, находящиеся в одно и то же время на разных стадиях развития, близ уреза воды — всходы, выше — вегетирующие и бутонизирующие, еще выше — цветущие и плодоносящие и в самой верхней части полосы — увядающие экземпляры (см. рисунок).

Отдельные стадии развития облигатных эфемеров протекают в тесном взаимодействии с определенными этапами формирования толщи субстрата. Прорастание семян и появление всходов возможно лишь на поверхности гидрострата в условиях избыточного увлажнения. Последующие стадии жизненного цикла эфемеров протекают на поверхности мезострата и. позднее — ксерострата в условиях понижения уровня гидрострата и последовательного сокращения интенсивности увлажнения. Последняя стадия — увядание завершается на толще ксерострата почти при полном отсутствии влаги. Начавшийся паводок обрывает жизнь эфемеров на любой стадии онтогенеза. Первыми погибают находящиеся внизу всходы, за ними — растения более поздних стадий развития, последними — увядающие экземпляры.

Эволюция жизненного цикла облигатных эфемеров в условиях быстро изменяющегося увлажнения субстрата шла в сторону сокращения первых стадий, требующих наибольшего количества влаги, и быстрого перехода к генеративным стадиям онтогенеза. Отсюда розетковидная, стелющаяся или приземистая форма побегов, пазушное или терминальное положение цветков, почти одновременное появление бутонов, цветков и плодов. Только при таком направленном отборе на динамическом субстрате береговой полосы в процессе эволюции могли появиться облигатные эфемеры, не приспособленные к существованию на субстратах иной структуры и другого типа формирования.

Вторая группа — факультативные эфемеры меженной полосы берега. Виды этой группы кроме меженного участка встречаются на других — коренных местообитаниях как поймы, так и внепойменных местоположений. Эта группа разделена нами на две подгруппы: а) прибрежных растений, обычных для естественных местообитаний поймы (водоемов, болот, влажных лугов и др.), б) рудеральных, кроме пойменных местообитаний, встречающихся на измененных человеком территориях ближайших населенных пунктов.

В условиях меженной полосы из числа факультативных видов кроме типичных однолетников встречаются только те многолетние растения, которые могут формировать уже в первый год жизни генеративные части и развиваться по типу однолетников, успевающих в течение краткого периода пройти все стадии развития. Лишь на высоких отметках меженной полосы в условиях кратковременных паводков или беспрерывного отсутствия заливания на протяжении 2—3 и более лет факультативные растения сохраняют многолетний цикл развития.

Семена всех факультативных видов попадают на меженную полосу с помощью воды или ветра, кроме некоторых рудеральных растений. расселяющихся при участии домашних животных или человека. Чем дальше от населенных пунктов, тем меньше на меженной полосе встречается рудеральных растений. В не затронутых человеком природных местообитаниях рудеральные виды на меженной полосе берега отсутствуют.

В периоды длительной межени облигатные и факультативные эфемеры создают на меженной полосе травяной покров сложного систематического состава. Доминируют в нижней части полосы облигатные. в верхней части — факультативные виды. На верхних отметках в условиях конкуренции за свет облигатные эфемеры, отличающиеся высоким светолюбием, быстрее отмирают, уступая место факультативным растениям.

Генетически исходная, по-видимому, — подгруппа факультативных прибрежных эфемеров. Представители этой группы как сами встречаются за пределами меженной полосы, так и сохраняют тесную родственную связь с видами других мест поймы. От этой группы, с одной стороны, возникли некоторые виды рудеральных растений, заселивших сперва участки поверхности, нарушенные деятельностью человека, и только в дальнейшем попавшие на меженную полосу берега как на вторичное местообитание. С другой стороны, от факультативных прибрежных растений обособились облигатные эфемеры, приспособившиеся в процессе локально направленной эволюции только к меженной полосе, и не встречающиеся на других местообитаниях поймы.

Обнаженная от воды меженная полоса, каждую весну покрытая быстро растущей и сочной травой, всегда была доступна диким и одомашненным травоядным животным. «Спасаясь» в процессе эволюции от потравы, одни из эфемеров синтезировали в клетках ядовитые вещества, другие накапливали эфирные масла и горечи, третьи покрывались густым опушением, шипами, колючками, отпугивающими животных, четвертые плотно прижимались к субстрату, становясь недоступными для поедания.

В табл. 1 приведен список эфемеров изучавшейся меженной полосы. Названия видов даны по последнему определителю (Воробьев и др., 1966), принадлежность к группе или подгруппе и тип ареала указываются согласно «Флоре СССР» (1935—1964). Некоторые черты биологии и экологии, распределение по географическим пунктам даются по материалам наших исследований.

Приняты следующие сокращения: Об — облигатные, Фп — факультативные прибрежные, Фр — факультативные рудеральные виды; тип ареала: ЕАзА — евразиатско-американский, ВАзА — восточноазиатско-американский, ЕАз — евразиатский, Аз — азиатский, ВАз — восточноазиатский, Ам — амурский. Отмечено знаком плюс — присутствие, знаком минус — отсутствие данного вида на меженной полосе берега Амура.

Из табл. 1 видно, что к эфемерам меженной полосы берегов нижнего Амура относится 114 видов, входящих в 56 родов и 21 семейство. По мере продвижения сверху вниз по течению Амура (почти с юга на север) количество видов сперва медленно, далее быстро уменьшается: от 106 в Хабаровске до 72 в Николаевске.

Соотношение числа семейств, родов и видов эфемеров по разным классам системы приводится в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что среди эфемеров меженной полосы полностью отсутствуют как папоротникообразные, так и голосеменные растения. Папоротникообразные не представлены в силу отсутствия однолетних форм и невозможности развития заростков в условиях динамического субстрата. Голосеменные не представлены на меженных берегах тоже в силу отсутствия однолетних форм. К эфемерам меженной полосы относятся только покрытосеменные, обладающие однолетней жизненной формой. По числу семейств, родов и видов преобладают двудольные покрытосеменные. К однодольным относится почти одна пятая семейств, одна треть родов и более двух пятых видов от всех семейств, родов и видов данной группы растений.

Соотношение числа видов разных групп эфемеров меженной полосы нижнего Амура по типам ареалов показано в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что более двух третей видов эфемеров меженной полосы принадлежит к трем обширным типам ареалов, на долю двух местных типов ареалов, восточноазиатского и амурского, приходится около одной трети видов; слабо представлена связь с Америкой.

По мере сокращения ареалов увеличивается число облигатных и уменьшается количество прибрежных, особенно рудеральных, эфемеров. На долю двух местных типов ареалов приходится наибольшее число облигатных и наименьшее количество факультативных видов. Из общего числа всех видов приходится более двух пятых на долю облигатных, почти две пятых на долю прибрежных и одна пятая на долю рудеральных видов.

ТАБЛИЦА 1

Распределение эфемеров меженной полосы берега по принадлежности к группе или подгруппе и типу ареала по основным географическим пунктам нижнего Амура

Вид	Группа	Тип ареала	Хабаровск	Малмыж	Комсомольск	Шелехово	Софийское	Богородское	Тыр	Николаевск
Digitaria asiatica Tzvel. . .	Фп	ЕАзА	+	—	—	—	—	—	—	—
Echinochloa caudata Roshev.	Об	Аз	+	+	+	+	+	—	—	—
E. crus galli (L.) Roem. et Schult.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Setaria glauca (L.) Beauv.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
S. viridis (L.) Beauv. . . .	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Alopecurus amurensis Kom.	Об	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
A. longiaristatus Maxim. . .	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
A. aequalis Sobol.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Coleanthus subtilis (Tratt.) Seidl.	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Agrostis alba L.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Eragrostis pilosa (L.) Beauv.	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
E. minor Host.	Фр	ЕАзА	+	—	—	—	—	—	—	—
Poa annua L.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Glyceria leptorhiza (Maxim.) Kom.	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	—	—	—
Cyperus setiformis Korsh. .	Фп	Ам	—	—	—	—	+	+	—	—
C. limosus Maxim.	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
C. korshinskii Meinsh. . . .	Об	Ам	+	—	—	—	—	—	—	—
C. michelianus (L.) Link.	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
C. nipponicus Franch. et Sav.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
C. glomeratus L.	Об	Ам	+	+	+	—	—	—	—	—
C. amuricus Maxim. . . .	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	—
C. truncatus Turcz.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Kyllinga brevifolia Rottb.	Об	ЕАз	+	+	+	—	—	—	—	—
Scirpus komarovii Roshev.	Об	Ам	+	+	+	—	—	—	—	—
Eleocharis ovata (Roth) Roem.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	—	—
E. acicularis (L.) Roem. . .	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
E. soloniensis (Dubois) Hara	Об	Ам	+	—	—	—	—	—	—	—
E. svensonii Zinserl. . . .	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
E. kamtschatica (C. A. Mey.) Kom.	Фп	ВАзА	—	—	—	—	+	+	—	—
E. intersita Zinserl.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Fimbristylis verrucifera (Maxim.) Makino	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
F. squarrosa Vahe.	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	—	—
F. leiocarpa Maxim.	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	—	—
F. makinoana Ohwi	Об	ВАз	+	—	—	—	—	—	—	—
Rhinchospora fauriei Franch.	Фп	ВАз	+	+	—	—	—	—	—	—
Carex neurocarpa Maxim. .	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
C. leiorhyncha C. A. Mey.	Фп	ВАзА	+	+	+	+	+	+	—	—
C. cyperoides Murr.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Eriocaulon ussuriense Koern.	Об	Ам	+	+	+	+	—	—	—	—
Juncus haenkei E. Mey. . .	Фп	ВАзА	—	—	—	—	+	—	—	—
J. filiformis L.	Фп	ЕАз	—	—	+	+	+	+	—	—
J. amuricus (Maxim.) V. Krecz. et Gontsch. . .	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
J. bufonius L.	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
J. ambiguus Guss.	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
J. limosus Worosch. . . .	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	—
J. brachyspathus Maxim. . .	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
J. turczaninowii V. Krecz.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
J. virens Buch.	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Rumex acetosella L. . . .	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
R. maritimus L.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Группа	Тип ареала	Хабаровск	Малмыж	Комсомольск	Шелехово	Софийское	Богородское	Тыр	Николаевск
R. amurensis Fr. Schmidt	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
R. stenophyllus Ledeb.	Фп	ЕАз	+	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum plebeyum R. Br.	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
P. aviculare L.	Фр	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
P. procumbens Gilib.	Фр	ЕАз	+	+	+	—	—	—	—	—
P. convolvulus L.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
P. limosum Kom.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
P. tomentosum Schrank	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
P. hydropiper L.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Chenopodium giaucum L.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Ch. vachellii Hook. et Arn.	Фр	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Atriplex litoralis L.	Фр	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Corispermum confertum Bge.	Об	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
C. elongatum Bge.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
Stellaria media (L.) Gyr.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
S. alsine Grimm.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
S. inundata Worosch.	Об	Ам	—	—	—	—	+	+	—	—
Sagina maxima A. Gray	Об	ЕАзА	—	—	—	—	+	+	—	—
Spergula arvensis L.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	—	—
Spergularia rubra (L.) Presl	Фр	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
S. salina Presl	Об	ЕАзА	—	—	—	—	+	—	—	—
Gypsophila serotina Haynl.	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Halerpestes salsuginosa (Pall.) Green.	Об	Аз	+	+	+	—	—	—	—	—
Ranunculus reptans L.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
R. sceleratus L.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Erysimum cheiranthoides L.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Roripa hispida (DC.) Butt.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
R. microsperma (DC.) Vass.	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
R. globosa (Turcz.) Vass.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
R. islandica (Oeder) Borb.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
R. camelinae (Fisch. et Mey.) Spach	Об	Ам	—	—	—	—	+	+	+	+
Tillaea aquatica L.	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Potentilla amurensis Maxim.	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	—	—
P. supina L.	Фр	ЕАзА	+	+	—	—	—	—	—	—
Callitriche elegans V. Petr.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Elatine triandra Schkuhr	Об	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Galium baicalense Pobed.	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
Epilobium davuricum Fisch.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
E. cylindrostygma Kom.	Фп	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
Myriophyllum ussuriense Maxim.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Androsace filiformis Retz.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
A. gmelinii (Gaertn.) Roem. et Schult.	Об	Аз	+	+	+	+	+	+	—	—
Bothriospermum tenellum (Horn.) Fisch. et Mey.	Об	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Trigonotis peduncularis (Trev.) Benth.	Фр	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
T. myosotidea Maxim.	Фп	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Myosotis caespitosa Schult.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Mazus japonica (Thunb.) Kuntz	Об	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Gratiola japonica Miq.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Limosella aquatica L.	Об	Аз	+	+	+	+	+	+	+	+
Lindernia pyxidaria L.	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Veronica maximowicziana Worosch.	Об	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Plantago depressa Willd.	Фр	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	+
Symphyllocarpus exilis Maxim.	Об	Ам	+	—	—	—	—	—	—	—
Gnaphalium uliginosum L.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
G. mandshuricum Kirp.	Фр	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
Inula britanica L.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Группа	Тип ареала	Хабаровск	Малмыж	Комсомольск	Шелехово	Софийское	Богородское	Тыр	Николаевск
I. salicina L.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	—	—
Bidens radiata Thuill.	Фп	ЕАз	+	+	+	+	+	+	+	+
B. tripartita L.	Фп	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
B. maximowicziana Oett.	Фп	Ам	+	+	+	+	+	+	+	+
Matricaria limosa (Maxim.) Kudo	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	—	—
M. matricarioides (Less.) Porter et Britt.	Фр	ЕАзА	+	+	+	+	+	+	+	+
Centipeda minima (L.) A. Br. et Aschers.	Об	ВАз	+	+	+	+	+	+	+	—
Всего по каждому пункту	Количество		106	99	98	93	99	95	74	72
	Процент		92.9	86.9	86.0	81.4	86.9	83.2	65.0	63.1

ТАБЛИЦА 2

Соотношение числа семейств, родов и видов в группах эфемеров меженной полосы нижнего Амура по классам

Класс	Семейство		Род		Вид							
	количество	%	количество	%	количество	%	количество	%	количество	%	количество	%
Однодольные	4	19.0	19	33.8	24	49.0	21	50.0	4	12.1	49	42.9
Двудольные	17	81.0	37	66.2	25	51.0	21	50.0	19	87.9	65	57.1
Всего	21	100.0	56	100.0	49	100.0	42	100.0	23	100.0	114	100.0

Распределение числа родов и видов по наиболее богатым видами семействам приводится в табл. 4.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение числа видов групп эфемеров меженной полосы нижнего Амура по типам ареалов

Тип ареала	Вид				
	облигатные	факультативные		всего	
		прибрежные	рудеральные	количество	%
ЕАзА	8	10	14	32	28.0
ВАзА	—	3	—	3	2.6
ЕАз	7	13	6	26	22.8
Аз	7	7	—	14	12.3
ВАз	12	7	2	21	18.5
Ам	15	2	1	18	15.8
Всего: Количество	49	42	23	114	100.0
Всего: Процент	43.0	36.7	20.3	100.0	—

Остальные семейства содержат: 6 видов — одно семейство, по 5 — два, 4 — одно, 3 — одно, по 2 — три и по 1 виду — остальные семь семейств (табл. 1).

Из табл. 4 выясняется, что на долю главнейших шести (или 28.5%) семейств приходится более половины общего числа родов и более двух третей всех видов эфемеров. Наиболее обильны представителями данной группы злаки и осоковые, включающие вместе почти одну треть общего числа родов и более одной трети всех видов эфемеров меженной полосы. Из 6 семейств три, с общим числом видов 48, относятся к однодольным и три, с общим числом видов 30, принадлежат к двудольным.

ТАБЛИЦА 4

Распределение числа родов и видов эфемеров меженной полосы по главнейшим семействам

Семейства	Род		Вид	
	количество	%	количество	%
Cyperaceae	7	12.5	24	21.1
Gramineae . . .	10	17.9	15	13.1
Polygonaceae . .	2	3.6	11	9.6
Compositae . . .	6	10.7	11	9.6
Juncaceae	1	1.8	9	7.9
Caryophyllaceae . . .	5	8.9	8	7.1
Всего . .	31	55.4	78	68.4

Разные роды эфемеров меженной полосы включают различное число видов. Распределение числа видов эфемеров по отдельным экологическим группам в наиболее крупных родах видно из табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Число видов разных групп эфемеров меженных берегов нижнего Амура в наиболее крупных родах

Род	Вид эфемеров				
	облигатные	факультативные		всего	
		прибрежные	рудеральные	видов	% от общего числа
Juncus	4	5	—	9	7.9
Cyperus	6	2	—	8	7.0
Polygonum . . .	3	1	4	7	6.2
Eleocharis . . .	1	5	—	6	5.3
Fimbristylis .	4	—	—	4	3.5
Rumex	1	2	1	4	3.5
Roripa	1	2	1	4	3.5
Всего по 7 родам	19	17	6	42	37.9

Остальные, не включенные в табл. 5, роды содержат по 3 вида — четыре рода, по 2 — четырнадцать и по 1 виду — остальные 31 род (табл. 1).

Из табл. 5 видно, что в семь наиболее крупных родов входит более одной трети от общего числа видов эфемеров, примерно две пятых от общего числа облигатных и факультативных видов. Из приведенных в табл. 5 семи наиболее крупных родов четыре с 27 видами относятся к однодольным, остальные три с 15 видами — к двудольным растениям.

Анализ материалов (табл. 1—5) показал, что на меженной полосе берегов нижнего Амура к облигатным эфемерам относятся как многочисленные виды различных семейств, так и отдельные роды и даже некоторые редкие семейства; только в этих узко локальных экологических условиях встречены растения семейств: *Eriocaulonaceae* и *Elatinaceae*, монотипные роды: *Coleanthus*, *Halerpestes*, *Bothriospermum*, *Limosella*, *Lindernia*, *Symphyllocarpus*, *Centipeda* и олиготипные роды: *Kyllinga*, *Fimbristylis*, *Eriocaulon*, *Sagina*, *Tillaea*, *Elatine*, *Mazus*, *Gratiola* и др.

Каждый из облигатных видов по-своему приспособился к условиям кратковременного существования на динамическом субстрате меженной полосы берега. Наряду с этим для всех облигатных эфемеров характерны общие черты строения. У них стелющиеся, плотно прижатые к субстрату побеги (*Halerpestes salsuginosa*, *Tillaea aquatica*, *Centipeda minima*, *Elatine triandra* и др.) или розетка с укороченным побегом (*Eriocaulon ussuriense*, *Limosella aquatica*), или розеточно расположенные чуть приподнятые над субстратом побеги (*Coleanthus subtilis*, *Kullinga brevifiolia*, *Fimbristylis leiocarpa*), или моноподиальные, склонные к полеганию короткие побеги (*Mazus japonica*, *Gratiola japonica*, *Symphyllocarpus exilis* и др.).

Выводы

1. К эфемерам меженной полосы относятся однолетники, заселяющие нижнюю часть песчаного, илистого, галечного пляжа и проходящие в течение кратковременного срока межени полный цикл развития.

2. На нижнем Амуре различаются два этапа формирования песчаной косы. Первый проходит под водой, второй — после выхода ее поверхности над уровнем воды. На каждом из них коса находится под воздействием определенного комплекса условий.

3. На обнаженной от воды меженной полосе выделяются три основные элемента мезорельефа: повышение, средний уровень и понижение, отличающиеся разной степенью увлажнения. Толща песчаного аллювия по интенсивности увлажнения делится на три динамических слоя: ксерострат, мезострат и гидрострат.

4. Эфемеры меженной полосы разделены на две генетические группы: облигатные и факультативные. Представители каждой группы различаются видовым составом, биологией и определенными требованиями к экологическим условиям. Эволюция эфемеров обеих групп шла на фоне быстро изменяющегося субстрата.

5. К генетически исходной относится подгруппа прибрежных факультативных эфемеров, сохранившая родственную связь с травянистыми видами других участков поймы. От них в одну сторону отклонились рудеральные факультативные эфемеры, в другую — облигатные эфемеры.

6. К эфемерам меженной полосы нижнего Амура относятся 114 видов, входящих в 56 родов и 21 семейство. По мере продвижения вниз по Амуру количество видов эфемеров уменьшается от 106 в Хабаровске до 72 в Николаевске.

7. Среди эфемеров данной группы растений встречены только представители покрытосеменных растений. На первом месте по числу семейств, родов и видов стоят двудольные, по наиболее обильным эфемерами семействам и родам — однодольные.

8. Более двух третей эфемеров принадлежит к обширным ареалам, менее одной трети — к местным типам ареалов. С сокращением ареалов увеличивается количество облигатных и уменьшается число факультативных эфемеров.

9. К облигатным эфемерам меженной полосы относятся в районе исследования как многочисленные виды, так и отдельные роды и даже редкие семейства.

10. С урегулированием речного стока многие облигатные эфемеры меженной полосы исчезнут из поймы нижнего Амура.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1968). Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата. Бюлл. Гл. бот. сада, 68. — Комаров В. Л. и Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 1—2. — Комаров В. Л. (1949—1950). Флора Маньчжурии, 1—3. — Нечаев А. П. (1967). Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи. Лесоведение, 1. — Флора СССР. (1935—1964). II—XXX.

Хабаровский педагогический институт. (Получено 22 IV 1969).

SUMMARY

The article comprises the description of the floristic composition, ecology and the distribution, on the banks of the Amur in its lower course, of the ephemerous plants inhabiting the inundation zone. This group of annuals did not attract the attention of botanists and was never described as a whole. Obligate and facultative ephemerals of the inundation zone of the river shores are distinguished. With the improvement of drainage many ephemerals will disappear from the Amur floodplain.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.002 : 631.175 : 581.524.44

В. Н. Голубев и Л. В. Махаева

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ

V. N. GOLUBEV AND L. V. MAKHAYEVA. ON THE METHODS OF ESTIMATING THE NETTO PRIMARY PRODUCTION OF THE SUPERTERRANEAN PART OF GRASSLAND VEGETATION

В травяном покрове бо́льшая часть образующейся в течение вегетационного периода фитомассы переходит в опад за исключением доли ее, уходящей под зиму. Одновременно с нарастанием фитомассы происходит ее отмирание и минерализация. Наиболее энергично минерализуется опад, сохранившийся в ценозе с прошлых лет, поэтому для расчета чистой первичной продукции предложена формула

$$П_ч = М + (Ф_к - Ф_н) + (ВП_к - ВП_н),$$

где $П_ч$ — чистая первичная продукция надземной части, М — количество минерализовавшихся мертвых растительных остатков в ценозе за вегетационный период текущего года, находимое экспериментально, $Ф_н$ и $Ф_к$ — запас фитомассы в начале и конце вегетации $ВП_н$ и $ВП_к$ — запас ветоши и подстилки в начале и конце вегетации. В нагорной луговой степи крымской яйлы чистая первичная продукция надземной части растительности в 1968 г. составила на двух участках 99.6 и 120.3 г/0.25 м^2 воздушно-сухого веса.

Одной из наиболее важных величин, характеризующих продуктивность растительного сообщества, является чистая первичная продукция (Net primary production), т. е. прирост фитомассы за вегетационный период на единице площади за вычетом вещества, использованного на дыхание и рост, выделенного надземными органами и потребленного гетеротрофами (Алексеев и др., 1967; Петрусевич, 1967). В определении чистой первичной продукции надземной части растительных сообществ накоплен известный опыт. Однако даже незначительные элементы прогресса, обеспечивающие более надежные результаты или сокращение затрат времени и сил, представляют несомненный интерес.

Положительные результаты дал «индивидуальный» подход к продуктивности. Весьма доступным является метод Одума (Odum, 1960), по которому прирост фитомассы находится путем суммирования максимальных запасов фитомассы каждого вида сообщества, на основе ежемесячных укосов в течение вегетационного периода и с разбором по видам. В качестве модификации этого метода можно рассматривать метод В. Б. Сочавы, В. В. Липатовой и А. А. Горшковой (1962), где тоже устанавливается максимальный вес каждого вида, но уже в расчете на

1 усредненный побег. При этом расчеты значительно усложняются (Дружинина, 1963), отчего, однако, точность определения не становится выше, так как не учитывается формирующаяся и отмирающая фитомасса до и после максимального значения (Голубев, 1963). Аналогичный недостаток присущ и методу Одума. Это обстоятельство вызвало необходимость углубления индивидуального биоморфологического анализа видов, о чем весьма полно изложено в руководстве Л. Е. Родина, Н. П. Ремезова и Н. И. Базилевич (1968), а также в статье И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1966). Подробный анализ литературы по затрагиваемым вопросам дала В. Н. Макаревич (1968).

Наряду с «индивидуальными» методами определения чистой первичной продукции разрабатываются и «суммарные». Сбор и учет всех отмирающих в течение вегетационного сезона надземных органов на пробных площадках (Голубев, 1963) дает довольно точную величину чистой первичной продукции. Однако затраты рабочего времени при этом очень большие. Имеются и отрицательные моменты, влияющие на точность этого метода, указанные Т. А. Работновым (1964) и Л. Е. Родиным и др. (1968).

Все-таки сама идея расчета чистой первичной продукции по мертвым растительным остаткам является перспективной. Динамику надземной массы травяного сообщества теоретически можно представить следующим образом. Бóльшая часть формирующейся за вегетационный сезон фитомассы в этот же период отмирает. Только у зимне-зеленых растений часть фитомассы уходит под снег и зимует. Это та доля чистой первичной продукции ценоза, которая не попадает в мертвые растительные остатки в данном сезоне. Однако, как уже отмечалось ранее (Голубев, 1963), она более или менее полно компенсируется перезимовавшей фитомассой, перешедшей с предыдущего года и нацело отмирающей в текущем сезоне. Таким образом, вся чистая первичная продукция травяного сообщества в текущем сезоне переходит в опад. Приближенно ее можно определить, измеряя величину мертвого вещества ценоза в самом начале вегетации, сразу после снеготаяния, и в конце — перед установлением снежного покрова. При этом окажется неучтенной лишь часть мертвых растительных остатков, которая минерализовалась на протяжении вегетационного периода. Но нахождение этой величины не представляет трудностей. Например, Т. П. Коковина (1965, 1967) для измерения разложения мертвых остатков трав и листьев дуба за определенный промежуток времени использовала стеклянную сетку с ячейками 2—3 мм. Перед началом опыта образцы взвешивались в воздушно-сухом состоянии и помещались в условия естественного их разложения.

На основании вышеизложенного напрашивается вывод, что если определить в начале и конце вегетационного периода вес мертвых растительных остатков (ветошь и подстилка) и фитомассы, найти между ними разность и экспериментально определить величину разложившихся остатков,[1] то сумма этих величин и будет выражать чистую первичную продукцию травяного ценоза. Нами предлагается формула для расчета чистой первичной продукции

$$П_ч = М + (Ф_к - Ф_н) + (ВП_к - ВП_н), \qquad (1)$$

где $П_ч$ — чистая первичная продукция, М — количество минерализовавшихся мертвых растительных остатков в ценозе за вегетационный период текущего года, $Ф_н$ и $Ф_к$ — запас фитомассы в начале и конце вегетации, $ВП_п$ и $ВП_к$ — запас ветоши и подстилки в начале и конце вегетации.

Разложение мертвых растительных остатков в специальных контейнерах для нахождения чистой первичной продукции травяных ценозов использовали Кучера, Дальман и Келлинг (Kučera и др., 1967). Однако их обоснование своего метода и система расчетов отличаются от вышеприведенных.

---

[1] За период вегетации и за время от установления до схода снежного покрова.

Недостатком предлагаемого нами метода является то, что учитывается убыль за счет минерализации только в запасе мертвых растительных остатков, сохранившемся в ценозе с прошлых лет. В действительности, конечно, будет разлагаться и вновь образующийся опад. Но основная его масса в травяном ценозе поступает в конце вегетационного периода, когда происходит массовое отмирание надземных органов и почти не подвергается минерализации к моменту осеннего учета. По крайней мере это положение справедливо в отношении изучавшихся нами ценозов нагорной луговой степи Крыма.

ТАБЛИЦА 1

Степень разложения растительных остатков за вегетационный период 1968 г. по экспериментальным данным. Нагорная луговая степь, Никитская яйла

Участок	Категория остатков	Абсолютно сухой вес (в г)		Степень разложения[1] (в %)
		24 IV	14 XI	
I	Ветошь	45.04	36.31	19.4
	Подстилка	33.57	25.93	22.1
II	Ветошь	51.64	43.13	16.1
	Подстилка	39.25	34.68	11.8

В оценке надежности предложенного метода для определения чистой первичной продукции нагорной луговой степи Крыма важное значение имеет то обстоятельство, что полная минерализация надземной массы, образовавшейся за 1 год, как показали расчеты, протекает в течение 4—5 лет. Принимая во внимание указанное выше замечание о характере поступления опада за вегетационный сезон, подтверждаемое количественными данными (Голубев и др., 1967), а также тот факт, что в вегетационный период из остатков прошлых лет разлагается всего от 11.8 до 22.1% (табл. 1), можно полагать, что ошибка метода является незначительной.

Описанным способом мы провели в 1968 г. определение чистой первичной продукции надземной части растительности заповедной нагорной луговой степи. Исследования проводились на двух экологически отличающихся вариантах прямокострово-низкоосоково-типчаковой ассоциации (Bromus riparius [+Filipendula hexapetala] — Festuca sulcata [+Alopecurus vaginatus] — Carex humilis [+Thymus callieri]): на северо-западном (участок I) и юго-восточном (участок II) склонах. Описание растительности и экологического режима участков сделано ранее (Голубев и др., 1967). Размер площадок 0.25 м^2, повторность 10-кратная. Первое определение фитомассы по видам, ветоши и подстилке было сделано 24 IV, последнее — 14 XI. В промежутке между этими сроками ежемесячно брались укосы для изучения динамики фитомассы по видам и мертвых растительных остатков, в результате чего мы имеем возможность сравнить расчетные данные по чистой первичной продукции с величиной ее, найденной по методу Одума (табл. 2).

Опыт с минерализацией мертвых растительных остатков проводился в мешочках из технической ткани[2] размером 40×15 см со свободными

---

[1] Степень разложения вычислялась отдельно для каждого из 5 образцов по категориям, а затем находилось среднее ее значение.

[2] Синтетическая ткань, устойчивая к климатическим воздействиям, не изменяющая своего веса.

ТАБЛИЦА 2

Расчет чистой первичной продукции (в г/0.25 м²) для надземной части растительности нагорной луговой степи Никитской яйлы, 1968 г.

Участок	Категория растительного вещества	Запас растительной массы в начале и конце вегетации (в воздушно-сухом весе)		$Ф_к - Ф_н$ и $ВП_к - ВП_н$	Степень разложения остатков (в %)	Количество разложившегося вещества (М)	$П_ч$ (воздушно-сухой вес)	$П_ч$ по методу Одума (воздушно-сухой вес)
		$Ф_н$ и $ВП_п$	$Ф_к$ и $ВП_к$					
I	Фитомасса	34.9 ±4.2	31.3 ±1.5	—3.6	—	—	99.6	78.0
	Ветошь	100.0 ±3.5	167.0 ±18.0	67.0	19.5 ±1.0	19.5	—	—
	Подстилка	44.0 ±4.9	51.0 ±8.0	7.0	22.1 ±2.9	9.7	—	—
II	Фитомасса	37.6 ±5.5	33.4 ±2.5	—4.2	—	—	120.3	85.02
	Ветошь	155.0 ±2.7	206.0 ±15.5	51.0	16.1 ±2.0	25.0	—	—
	Подстилка	21.0 ±3.2	67.0 ±6.0	46.0	11.8 ±0.7	2.5	—	—

ячейками в 4 мм² в 5-кратной повторности отдельно для ветоши и подстилки на каждом участке. Образцы опада в размере до 50 г (взвешивание выполнено в полевой лаборатории) брались в разных местах пробной площади и, аккуратно заложенные в мешочки, тут же размещались среди травостоя с имитированием естественного расположения (подстилка укладывалась на самую поверхность почвы). Одновременно аналогичные образцы ветоши и подстилки взяты в лабораторию для определения воздушно-сухого и абсолютно-сухого веса.

Количество разложившихся за вегетационный сезон остатков составило 19.5—22.1% абсолютно сухого веса на I участке и 11.8—16.1% — на II участке (табл. 1).

Найденная величина степени разложения была использована при определении чистой первичной продукции по формуле (1), сделанные по ней расчеты приведены в табл. 2.

Точность определения чистой первичной продукции ($П_ч$) при работе предложенным методом в значительной мере зависит от повторности укосов. При 10-кратной повторности учета фитомассы на площадках размером 0.25 м² в однородном лугово-степном травостое ошибка составляла 3—6%.

Вычисленные по формуле (1) величины чистой первичной продукции превышают аналогичные показатели, найденные по методу Одума. Чистая первичная продукция, определяемая по методу Одума, является заниженной по сравнению с действительной. Поэтому есть все основания утверждать, что описываемый нами метод дает более точные результаты. Его преимущества перед другими известными методами состоят также в сравнительно малой трудоемкости, что очень важно для организации широких исследований продуктивности самых различных ценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А., Г. Б. Гортинский и В. Г. Карпов. (1967). Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект). Растит. ресурсы, 3, 4. — Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1966). Значение исследования биологоморфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. Бот. журн., 51, 9. — Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. Бот. журн., 48, 9. — Голубев В. Н., Л. В. Махаева и С. К. Кожевникова. (1967). Опыт калориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности крымской яйлы. Бот. журн., 52, 9. — Дружинина Н. П. (1963). О достоверности повидового учета продуктивности травяного покрова степных физико-географических фаций. Докл. Инст. географии Сибири и Дальнего Востока, 3. — Коковина Т. П. (1965). Химический состав почвенных растворов мощных черноземов под целинной травянистой растительностью. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника, 8. — Коковина Т. П. (1967). К вопросу о зольном обмене в дубраве на мощном черноземе. Тр. Центр.-

Черноземн. гос. заповедника, 10. — Макаревич В. Н. (1968). Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ. Бот. журн., 53, 8. — Петрусевич К. (1967). Основные понятия в исследованиях вторичной продукции. Журн. общей биологии, 28, 1. — Работнов Т. А. (1964). Работы по методике изучения растительности. Бюлл. МОИП, отд. биологии, 69, 2. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов и Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 47, 4. — Kučera C. L., R. C. Dahlman a. M. R. Koelling. (1967). Total net productivity and turnover on an energy basis for tallgrass prairie. Ecology, 48, 4. — Odum E. P. (1960). Organic production and turnover in old field succession. Ecology, 41, 1.

Никитский ботанический сад,
Ялта, Крым.

(Получено 19 II 1969).

УДК 551.7 : 551.312.2 : 519.24/.27

М. С. Боч

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ВЫДЕЛЕНИЯ ОДНОРОДНЫХ ПО БОТАНИЧЕСКОМУ СОСТАВУ СЛОЕВ В ТОРФЯНОЙ ЗАЛЕЖИ

С 4 рисунками

M. S. BOTCH. ON THE USE OF STATISTICAL ANALYSIS FOR DISTINGUISHING THE HOMOGENUOUS LAYERS IN PEAT DEPOSITS

В статье рассматривается возможность применения одного из методов количественного анализа сходства между фитоценозами для разграничения слоев торфа по ботаническому составу. Это позволяет объективно выделять более близкие по составу и количеству растительных остатков слои, что не всегда возможно при применении менее формальных критериев, принятых при выделении видов торфа.

Торфяная залежь болот дает богатый материал, по которому можно судить о вековых сменах растительности болота. Однако при работе с этим материалом возникает ряд методических трудностей, которые требуют разрешения. Прежде всего каждый вид торфа представляет нам лишь относительную информацию о фитоценозе, его отложившем. Вопрос о том, как отражает тот или иной вид торфа исходный фитоценоз, разработан пока далеко не достаточно. Работы в этом направлении сводились, во-первых, к изучению степени сохранности остатков различных видов растений и ее причин: степени биохимической устойчивости различных торфообразователей, особенности деятельности микроорганизмов торфогенного слоя и т. п. Во-вторых, исследовалась взаимосвязь между современным растительным покровом болот и строением верхних слоев их торфяной залежи, т. е. выяснялось, как отражается исходный фитоценоз в данном слое торфа. Эти работы (их обзор приведен в статье Боч, 1964) доказали, что под сообществами различных ассоциаций одной и той же формации торфяные залежи в пределах их верхних слоев часто не отличаются по своему строению, т. е. по видовому составу. Так, например, различные сообщества из *Sphagnum fuscum* с доминированием *Rubus chamaemorus*, *Cassandra calyculata*, *Carex pauciflora* или *Ledum palustre* и других откладывают однородный fuscum-торф, так как остатки этих растений в процессе торфообразования разлагаются почти полностью. Поэтому реконструкция исходных фитоценозов по видам торфа до некоторой степени условна, и мы в большинстве случаев при изучении смен слоев торфа можем говорить о сменах растительности лишь в широком смысле, т. е. имея в виду смену типов растительности или в лучшем случае формаций. Хотя следует отметить, что ведущая роль эдификаторов и некоторых доминантов болотных сообществ в торфе, который они отложили, сохраняется.

При графическом изображении временных смен растительности на болотах обычно прибегают к построению стратиграфических профилей, на которых изображается последовательная смена пластов торфов различных видов. Реже строятся диаграммы ботанического состава торфа, отражающие процентное содержание остатков того или иного вида в каждом слое торфа (Богдановская-Гиенэф, 1936). В первом случае торфа выделяются по общепринятой «Классификации видов торфа и торфяных залежей» Московского торфяного института (1951). Если судить о сменах растительности (их постепенности или скачкообразном характере, их последовательности и др.) по стратиграфическим профилям, то данные получатся далеко не удовлетворительные. Известно, что выделяемые по упомянутой классификации виды торфа имеют довольно широкую амплитуду ботанического состава и мало детальны. Эта классификация отвечает скорее запросам производственных организаций, чем задачам детального анализа смен растительности. Более наглядны и детальны диаграммы ботанического состава торфа, показывающие обилие каждого вида по градиенту времени. Однако в этих диаграммах несколько теряется фитоценотическая сущность каждого слоя, которая хотя и искаженно, но передается в стратиграфическом профиле. На ботанических диаграммах иногда особенно хорошо видно, как трудно отнести данный слой торфа к тому или иному виду — настолько плавны и постепенны переходы слоев друг в друга по количественному соотношению остатков различных видов. Таким образом, часто на каких-то отрезках торфяной залежи наблюдается континуум, очевидно, в какой-то степени отражающий временной континуум растительности на данном участке болота за периоды, исчисляющиеся столетиями. Поэтому при фитоценотическом анализе слоев торфа возникают те же проблемы установления границ между слоями, а следовательно, до некоторой степени временных границ между сообществами, их отложившими, как и при анализе границ растительных группировок в пространстве. Однако в отношении торфа задача более сложна, чем в отношении растительности, так как сама «основа», т. е. ботанический состав торфа, с которым приходится иметь дело, искажена и лишь относительно отражает исходный фитоценоз. Кроме того, это усугубляется неизбежными ошибками при анализе торфа. Учитывая все эти сложности, а также и то, что все же к перечисленным выше возможным ошибкам и искажениям все слои торфа находятся примерно в равном положении, мы решили применить один из методов количественного анализа сходства между фитоценозами для выделения однородных слоев торфа в залежи. В этом отношении мы полностью присоединяемся к высказываниям М. Ружички (Ružička, 1958; цит. по: Василевич, 1969 : 6) о том, что лучше применять точные методы к неточным числам, чем неточные — к неточным. Такой подход должен исключить субъективные моменты в выделении слоев торфа и способствовать объединению наиболее близких по составу слоев в единые естественные группы торфов, очевидно, отложенных фитоценозами одной или нескольких близких ассоциаций. Нами был использован количественный метод оценки сходства между фитоценозами и анализа границ между ними, предложенный В. И. Василевичем (1962, 1963, 1967, 1969), поэтому в дальнейшем я не буду подробно останавливаться на обосновании этого метода, отсылая заинтересованных лиц к упомянутым работам. Относительно торфяных залежей, насколько нам известно, количественные методы анализа для выяснения сходства их ботанического состава не применялись. Но, учитывая общую ботаническую сущность растительных сообществ и торфа, мы сочли возможным применить к последнему метод, разрабтанный для анализа фитоценозов. Метод В. И. Василевича привлек нас тем, что при сравнении объектов учитывается один из наиболее важных для сообщества признаков — покрытие каждого вида, а не только факт присутствия или отсутствия вида, как это принято в ряде других методик. Кроме того, здесь сравниваются не только соседние объекты, а каждый с каждым. Исходным материалом послужили данные о ботаническом составе торфа, отобранного через каждые 25 см в глубину, т. е. чисто условно (но обычно если в челноке на глаз были заметны слои разного цвета и состава, то образцы из каждого такого слоя брались раздельно). Взятые для обработки скважины были обследованы нами в разные годы и для иных целей и в данном случае выбраны из наших архивных материалов для проверки принятого метода. Для этой работы нами были использованы материалы по нескольким залежам верхового, низинного и переходного типов разных видов строения как довольно однородные, так и более разнородные по составу, с небольшой степенью разложения, что служит гарантией лучшей сохранности остатков растений в торфе. В данной работе в качестве примера нами разобраны итоги анализа 2 видов залежей — низинной многослойной травяной с аапа-болота восточноевропейской лесотундры (север Коми АССР, ферма Юн-Яга) (табл. 1, рис. 1) и верховой сосново-пушицевой залежи с олиготрофного выпуклого сосново-сфагнового болота (средняя Белоруссия, Осиповичский р-н) (табл. 2, рис. 2). В табл. 1 и 2 представлены данные послойного ботанического анализа этих скважин, количество остатков растений каждого вида указано в процентах, как это обычно принято в болотоведении. Для удобства обработки все слои пронумерованы. На рис. 1 и 2 приведены стратиграфические разрезы этих же скважин, виды торфа выделены по классификации МТИ (1951). Для сравнения всех слоев в пределах каждой скважины измерялась степень их различия друг с другом, так как измерение степени различия дает ряд преимуществ перед измерением степени сходства. Мера различия между слоями рассматривалась как расстояние между ними в многомерной системе координат, так как объекты нашего изучения отличаются целой совокупностью признаков, и расстояние между ними нельзя измерять в одномерном пространстве. Для характеристики различия использовался процент участия остатков каждого вида в данном слое торфа. Различие каждой пары слоев оценивалось по известной геометрической формуле, которую В. И. Василевич впервые применил (1963) для выделения групп растительных сообществ.

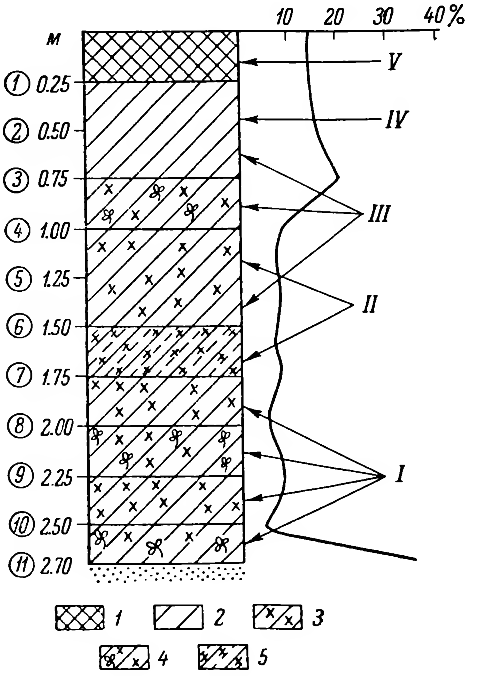


Рис. 1. Стратиграфический разрез скважины № 8. Низинная многослойная травяная залежь.

1 — переходный травяной торф; низинные торфа: 2 — осоковый, 3 — осоково-хвощевый, 4 — осоково-хвощево-вахтовый, 5 — осоково-хвощево-гипновый.

Кривая справа — степень разложения торфа (в %), ботанический состав торфа приведен в табл. 1. *Римскими цифрами* обозначены номера групп, *стрелками* указаны слои, которые объединяют эти группы, *цифры в кружках* — номер слоя.

$$D_{12}^2 = (x_{11} - x_{12})^2 + (x_{21} - x_{22})^2 + \dots (x_{n1} - x_{n2})^2.$$

Иными словами, квадрат расстояний между 2 объектами равен сумме квадратов разницы участия каждого вида в сравниваемых слоях. x_{11}, x_{12} — процентное количество остатков 1-го вида в 1-м и 2-м слоях, x_{n1}, x_{n2} — то же самое для n-го вида в 1-м и 2-м слоях.

При вычислении разностей количество остатков каждого вида заменялось корнем квадратным из этого количества, что несколько снижает удельный вес доминирующих и повышает роль малообильных видов.

ТАБЛИЦА 1

Ботанический состав торфа из мочажины с ассоциацией Carex rotundata — Carex limosa — Drepanocladus exannulatus+Sphagnum dusenii, скважина № 8, аапа-болото у фермы Юн-Яга, север Коми АССР (цифры в таблице обозначают участие остатков каждого вида в процентах)

Растительные остатки	Номер слоя										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	глубина слоя (в см)										
	25	50	75	100	125	150	175	200	225	250	275
Carex aquatilis	10	30	20	15	15	15	7	15	10	10	10
C. rotundata	15	50	30	20	15	15	8	15	10	10	10
C. limosa	15	—	25	20	—	15	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	1	—	8	20	1	1	10	20	35	20	30
Equisetum sp.	1	10	5	20	30	50	30	40	35	35	35
Betula nana	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Ericaceae	1	5	—	—	—	1	1	—	—	—	—
Eriophorum sp.	25	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salix sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Drepanocladus sp.	1	—	1	—	15	+	20	1	+	5	+
Calliergon sp.	—	—	—	—	15	—	20	—	—	—	—
Sphagnum c. *Acutifolia*	20	1	3	2	5	3	3	4	—	—	—
Sph. c. *Cuspidata*	10	—	2	2	5	—	1	5	5	10	
Sph. squarrosum	—	—	—	—	—	—	—	—	5	10	15

ТАБЛИЦА 2

Ботанический состав торфа под ассоциацией Pinus silvestris — Ericaceae — Eriophorum vaginatum — Sphagnum magellanicum + Sph. angustifolium, скважина № 37, выпуклое верховое сосново-сфагновое болото, Осиповичский р-н, средняя Белоруссия

Растительные остатки	Номер слоя												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	глубина слоя (в см)												
	25	50	75	100	125	150	175	200	225	250	275	300	325
Ericaceae	1	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	—
Eriophorum vaginatum	1	10	20	70	70	65	60	65	50	40	25	15	10
Pinus	—	1	10	10	15	15	20	20	15	5	1	—	—
Betula	—	—	—	5	1	1	1	1	—	—	—	—	—
Phragmites communis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Carex lasiocarpa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
C. inflata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Sphagnum fuscum	3	4	4	1	1	1	—	1	5	1	—	1	1
Sph. magellanicum	35	30	40	10	10	10	10	5	15	15	1	5	+
Sph. angustifolium	60	50	25	5	5	5	5	5	10	5	15	15	25
Sph. apiculatum	—	—	—	—	—	5	5	5	5	10	45	45	50
Sph. dusenii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	5	5	5
Drepanocladus fluitans	—	—	—	1	—	—	—	—	—	5	10	10	10

В противном случае одинаковая разница между количеством остатков данного вида будет иметь равный «вес» независимо от обилия этих остатков. Так, например, если остатков хвоща в одном слое 40%, а в другом — 35%, то разница в 5% невелика и несущественна, но если же в одном слое хвоща нет, а в другом слое — 5%, то в данном случае такое же абсолютное значение этой разницы весьма существенно. Преимущество введения такого преобразования данных обосновано в работе В. И. Василевича (1967).

В результате проведенной обработки для каждой пары слоев были получены квадраты расстояний по всем видам. В табл. 3 эти данные показаны по скважине № 37. Затем в пределах каждой скважины слои были разбиты на группы, причем слои в группы подбирались так, чтобы расстояния между слоями внутри группы были наименьшими, а между слоями разных групп — наибольшими. Величина расстояния для объединений в группы была принята условно, т. е. для объединения в группу подбирались слои с наименьшими расстояниями. Для скважины № 37 эти расстояния невелики (табл. 4), а для скважины № 8 более значительны (табл. 5), что говорит о большей однородности торфа в пределах каждой группы скважины № 37.

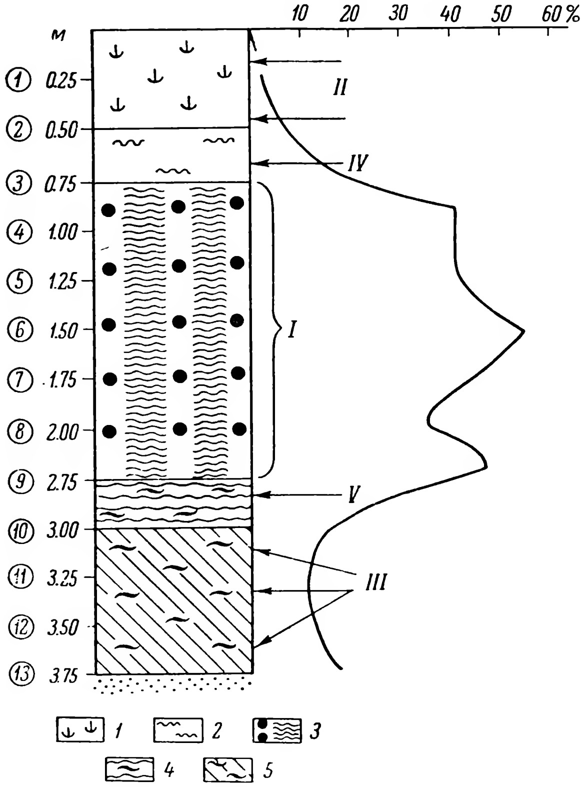


Рис. 2. Стратиграфический разрез скважины № 37. Верховая сосново-пушицевая залежь.

Верховые торфа: *1* — ангустифолиум, *2* — магелланикум, *3* — сосново-пушицевый, *4* — пушицево-сфагновый; переходные торфа: *5* — сфагновый, ботанический состав торфа приведен в табл. 2. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

На рис. 3 и 4 представлены полученные в результате обработки группы.

Для проверки дискретности полученных групп была вычислена внутригрупповая дисперсия, т. е. расстояние каждого слоя от центра его группы, его радиус и средний квадрат расстояния между членами разных групп. Для каждой пары групп был вычислен также критерий по формуле

$$t = \frac{(M_1 - M_2)}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}},$$

где $(M_1—M_2)$ — расстояние между центрами групп, а σ_1, σ_2 — дисперсия I и II групп соответственно, n — число членов в группе.

С помощью критерия t устанавливается достоверность различий между средними двух групп. На рис. 3, 4 и в табл. 4, 5 показаны средние квадраты расстояния внутри групп и критерий t. Значение t при сравнении его с данными таблиц позволяет заключить, что проведенный на группы раздел правомочен и количественная степень обособленности между группами обоснована.

Сравним соотношения слоев выделенных групп со слоями на стратиграфических профилях. На рис. 1 и 2 римскими цифрами обозначены номера групп, а стрелки показывают, какие слои они объединяют. Из рис. 1 видно, что хорошо обособлен во всех случаях слой № 1, образующий отдельную группу V, но слой № 2, объединяемый на разрезе с № 3 знаком осокового торфа, обособляется в группу IV, тогда как слои №№ 3, 4 и 6 объединяются в группу III. Слои нижней части залежи, разбитые на разрезе на два разных, чередующихся слоя, объединяются в группу I. Таким образом, выделенные по классификации видов торфа слои оказываются «перекроенными» в результате статистического анализа их сходства.

ТАБЛИЦА 3

Показатели различий между слоями скважины 37, определенные как квадраты расстояний в многомерном пространстве

№ слоя	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
2	7.84												
3	29.66	12.92											
4	111.27	69.51	40.37										
5	110.27	68.30	35.84	3.04									
6	109.65	70.16	38.54	8.13	5.09								
7	114.39	74.24	39.31	10.64	6.74	2.38							
8	120.54	78.98	46.46	10.20	6.30	1.21	1.85						
9	85.00	48.15	21.63	16.08	10.55	4.87	8.15	6.51					
10	104.40	75.58	54.44	42.05	43.32	32.90	35.90	37.40	31.46				
11	121.17	100.22	99.54	87.25	92.98	60.38	63.07	62.81	56.93	33.77			
12	104.46	93.74	95.88	89.42	106.80	78.40	81.53	82.55	70.95	40.70	10.82		
13	107.90	100.92	111.56	109.90	125.32	95.32	98.65	89.94	87.07	57.22	11.69	7.97	

ТАБЛИЦА 4

Показатели варьирования состава торфов для скважины № 37

Группа	I	II	III	IV	V
I	7.45	80.86	86.2	38.7	37.0
II	5.31	7.84	104.74	21.25	89.99
III	5.74	5.15	10.16	102.33	47.23
IV	—	—	—	—	54.44
V	—	—	—	—	—

Примечание. На главной диагонали таблицы (идущей слева направо вниз) — средние квадраты расстояния между членами одной группы слоев; выше главной диагонали — средние квадраты расстояний между слоями разных групп; ниже главной диагонали — значения *t* для различий между соответствующими группами. Для III и IV групп *t* не вычислялось, так как каждая из этих групп состоит только из одного члена.

ТАБЛИЦА 5

Показатели варьирования состава торфов для скважины № 8

Группа	I	II	III	IV	V
I	25.09	57.7	57.06	83.86	116.83
II	2.61	5.46	65.57	74.01	111.90
III	2.31	2.7	23.90	50.15	80.93
IV	—	—	—	—	88.41
V	—	—	—	—	—

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 4.

Проводя анализ причин сходства и различия групп по табл. 1, еще раз можно убедиться в правомерности проведенного раздела. Так, слой № 2 не следует объединять с № 3, так как здесь нет *Carex limosa,* которая в значительном количестве (25%) появляется в слое № 3, здесь нет *Menyanthes,* которая есть в слое № 3, здесь вдвое больше хвоща и есть остатки вересковых. Фитоценотическая сущность его иная, но, очевидно, для производственных целей оба слоя можно объединять под знаком осокового торфа, так как в них преобладают остатки гидрофильных осок. В то же время слои №№ 3, 4 и 6 имеют идентичный ботанический состав, что говорит об их большой фитоценотической близости, хотя количество остатков некоторых видов в них значительно варьирует. Чтобы судить о происхождении данного вида торфа и о сменах растительности, часто наиболее важным является не только количество того или иного вида, но и факт его присутствия или отсутствия. Объединяемые в группу I слои №№ 8, 9, 10 и 11 также имеют много общего и отличаются лишь незначительным варьированием количества остатков того или иного вида. На втором разрезе (рис. 2) состав и количественные соотношения растений-торфообразователей довольно стабильны на значительном протяжении разреза, а смены между слоями резки. Здесь почти не возникает трудностей и сомнений в выделении слоев и примененный метод показывает те же выделы, что были сделаны и на стратиграфическом профиле. Таким образом, проверка данного метода на бесспорных выделах еще раз показывает правильность и возможность его применения к залежам, где разграничение слоев затруднено.

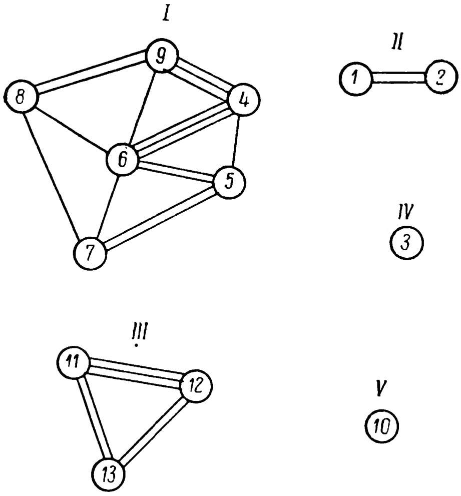


Рис. 3. Группы сходных слоев по скважине № 8.

Цифры в кружках — номер слоя в табл. 1. *Одной чертой* соединены слои с расстояниями 0—20 ед., *двумя* — 20—30 ед., *тремя* — 30—35 ед. *Римскими цифрами* обозначены номера групп.

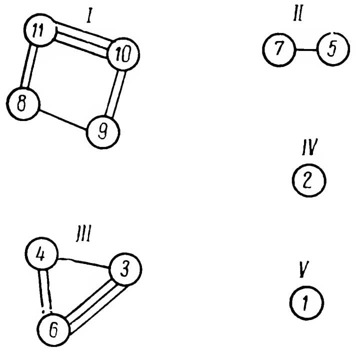


Рис. 4. Группы сходных слоев по скважине № 37.

Одной чертой соединены слои с расстояниями 0—3 ед., *двумя* — 5—7 ед., *тремя* — 8—10 ед. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Выводы

1. Применение одного из количественных методов для разграничения слоев торфа позволяет объективно выделять более близкие по составу и количеству растительных остатков слои, что не всегда позволяют делать менее формальные критерии, принятые при выделении видов торфа.

2. Выделение сходных слоев этим методом дает материал не только для более правильного построения стратиграфических профилей, но и более объективную основу для суждения о сменах растительности.

3. Представляется перспективной разработка более детальной классификации видов (или даже подвидов) торфа на основе применения объективных методов исследования. Каждый вид торфа в такой классификации может иметь объективную меру варьирования того или иного ботанического признака в каких-либо условных единицах.

4. Проведенные сравнения по признакам ботанического состава и количеству остатков видов не исключают сравнения по этой же методике видов торфа по составу остатков и степени их биохимической устойчивости, волокнистости и др. Возможно, что по этим признакам будут

выделяться иные группы однородных слоев. Интересны сопоставления составов групп, выделенных по одному ряду признаков и по другому. Интересным представляется также провести сравнение слоев торфа по ботаническому составу близких по экологии групп видов. Возможно, что таким путем выявятся более близкие по происхождению слои торфа. Подобная работа может быть проделана не только для отдельных скважин, но и для всего болотного массива в целом, т. е. сходство слоев можно устанавливать на всем их протяжении по массиву, определяя степень пространственного сходства этого слоя.

В данной работе основной задачей было показать на небольшом примере возможности применения одного из количественных методов для анализа данных о ботаническом составе торфа.

В заключение выражаю благодарность Т. В. Бибиковой, проделавшей часть расчетов.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1936). Образование и развитие гряд и мочажин на болотах. Сов. бот., 6. — Боч М. С. (1964). Современное состояние вопроса об использовании индикаторной роли растительного покрова болот по отношению к строению и свойствам торфяной залежи. Тр. МОИП, VIII. — Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. бот., 6. — Василевич В. И. (1963). Опыт морфологического анализа лугового континуума. Бот. журн., 48, 11. — Василевич В. И. (1967). К методике анализа границ фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Классификация видов торфа и торфяных залежей. (1951).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Ленинград.

(Получено 1 VII 1969).

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 8

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.343+576.312.3

Л. Н. Фетисова и Е. И. Высоцкая

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ЛИСТВЕННЫХ МХОВ ЭСТОНИИ

С 1 рисунком

L. N. FETISOVA AND E. I. VISOTZKAYA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE MOSSES FROM ESTONIA

В этом (втором) сообщении по хромосомным числам у мхов Прибалтики приведены числа для 18 видов лиственных мхов Эстонии. Большинство видов собрано весной и осенью 1967 г.

Подсчет хромосомных чисел осуществлялся в мейозе клеток спорогенной ткани коробочек на давленых препаратах с окраской ацето-кармином. Образцы исследованных видов находятся в гербарии отдела экспериментальной морфологии растений Института ботаники АН УССР. Проверка определений видов сделана А. С. Лазаренко, за что авторы выражают благодарность.

Для большинства исследованных видов указанные числа хромосом совпадают с ранее опубликованными в мировой литературе (см. табл.).

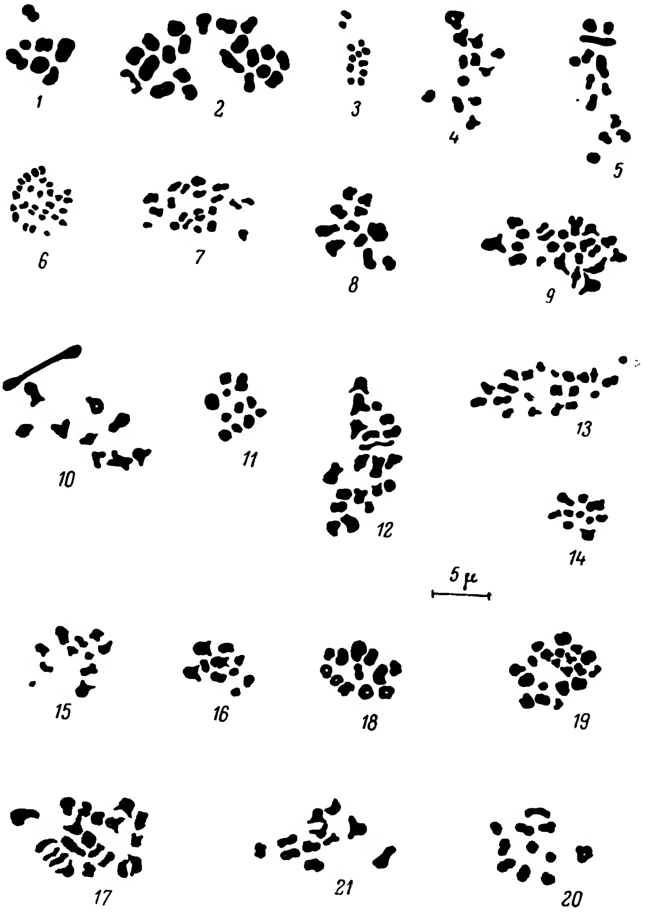
Для *Dicranum majus* известно несколько чисел: по сборам с Аляски $n=13+3\text{m}$ (Steere, 1954), Финляндии — $n=12+3\text{m}$ (Vaarama, 1950), Японии — $n=11$ (Yano, 1951) и Великобритании — $n=12$ и $n=12+1m$ (Smith a. Newton, 1968). Смит и Ньютон (1968) отмечают, что биваленты

Список кариологически исследованных видов

Вид	Число хромосом (n)	Номер вида на таблице рисунков	Место сбора	Количество популяций
Tetraphis pellucida Hedw.	7	*1*	Окр. Тарту	1
Atrichum undulatum (Hedw.) P. B.	21	*2*	Таэваскоя, смешанный лес	2
Fissidens taxifolius Hedw.	12	*3*	Пилва	2
Dicranum majus Smith	12	*4*	Таэваскоя	1
Barbula unguiculata Hedw.	13	*5*	»	1
Funaria hygrometrica Hedw.	28	*6*	Таэваскоя, Лааны	2
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Schimp.	21	*7*	Таэваскоя	1
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. . . .	11	*8*	»	1
P. nutans (Hedw.) Lindb.	22	*9*	Тарту	1
Bryum caespiticium Hedw.	10	*10*	»	1
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	11	*11*	»	1
Campylium sommerfeltii (Myr.) Bryhn	20	*12*	Таэваскоя	1
Amblystegium serpens (Hedw.) BSG	21	*13*	»	1
A. varium (Hedw.) Lindb.	10	*14*	»	1
A. varium (Hedw.) Lindb.	10+1m	*15*	Тарту	1
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.	10	*16*	Таэваскоя	2
D. uncinatus (Hedw.) Warnst. . . .	20	*17*	»	1
Brachythecium rivulare (Bruch) BSG	12	*18*	Эльва	1
B. starkei BSG	20	*19*	Таэваскоя	1
Plagiothecium laetum BSG	11	*20*	Тарту	1
P. denticulatum (Hedw.) BSG . . .	11	*21*	Таэваскоя	1

у *D. majus* более крупные, чем у других видов рода, однако по материалам из Эстонии этого сказать нельзя.

У *Amblystegium varium* найдены две хромосомные расы: одна с эуплоидным хромосомным числом $n=10$ и вторая — анеуплоидная — с числом $n=10+1\mathrm{m}$. Для этого вида известны числа: $n=12+1\mathrm{m}$ (Anderson a. Crum, 1958), $n=20$ (Высоцкая, 1967; Лазаренко и др., 1968). Сложение вида несколькими хромосомными расами с полиплоидными и анеуплоидными числами встречается у многих видов семейства, как например у эстонского *Drepanocladus uncinatus*, найденного в виде двух хромосомных рас, составляющих полиплоидный ряд ($n=10$, $n=20$). То же и у *Pohlia nutans* ($n=11$, $n=22$).



Метафазные пластинки первого мейотического деления материнских клеток спор у лиственных мхов.

Номера рисунков см. по таблице исследованных видов.

У *Pohlia nutans* известны, кроме того, такие числа: $n=14$ (Heitz, 1928), $n=21$ (Steere, 1954) и $n=22$ (Wylie, 1957; Al-Aish a. Anderson, 1961; Высоцкая, 1967; Ireland, 1967; Smith a. Newton, 1967). Смит и Ньютон (1967) нашли у этого вида тривалентную популяцию ($n=33$). В наборах исследованной нами 11-хромосомной расы у *P. nutans* имеется крупный бивалент, выделяющийся по размерам среди остальных десяти; у 22-хромосомной расы такого бивалента не встречено.

У *Drepanocladus uncinatus*, кроме обнаруженных нами полиплоидных рядов с $n=10$ и $n=20$, известных и из других географических пунктов (Андерсон и Крам, 1958; Высоцкая, 1967; Смит и Ньютон, 1967) для унивалентной расы указывается число $n=12$ (Ваарама, 1950; Стир, 1954; Chopra a. Kumar, 1967; Айреленд, 1967; Khanna, 1967). Это, возможно, объясняется тем, что два из бивалентов мейотического набора склонны преждевременно расходиться в первой метафазе мейоза. Как полиплоидные, так и анеуплоидные расы эстонских мхов фенотипически не отличаются от эуплоидных. Это явление было установлено для полиплоидных рядов *Funaria hygrometrica* (Vaarama, 1955) и рода *Atrichum* (Лазаренко, 1967), хотя для *Drepanocladus uncinatus* не исключена возможность наличия анеуплоидных рас. В метафазных наборах хромосомных рас *D. uncinatus,* кроме различий в количестве бивалентов, ничего особенного отмечено не было.

ЛИТЕРАТУРА

Высоцкая Е. И. (1967). Обзор хромосомных чисел лиственных мхов УССР. Цитология и генетика, 1, 4. — Лазаренко А. С. (1967). Полиплоидия в эволюции лиственных мхов. Цитология и генетика, 1, 2.— Лазаренко А. С., О. І. Висоцька. (1964). Число хромосом у деяких видів листяних мохів України, ДАН УРСР, 4. — Лазаренко А. С., Е. И. Высоцкая, Е. Н. Лесняк, У. К. Маматкулов. (1968). Исследование хромосомных чисел у лиственных мхов Таджикистана. Бюлл. МОИП, отдел биолог., 2. — Al-Aish M. a. L. Anderson. (1961). Chromosome studies on some mosses of the southeastern United States. Bryologist, 64. — Anderson L. a. H. Crum. (1958). Cytotaxonomic studies on mosses of the Canadian Rocky Mountains. Contr. Bot. Canad. Depart. Nort Aff. and Nat. Res., 160. — Chopra R. S. a. S. S. Kumar. (1967). Cytological observations on some pleurocarpous mosses. Bryologist, 70. — Heitz E. (1928). Das Heterochromatin der Moose, I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 69. — Ireland R. R. (1965). Cytotaxonomic studies on mosses from Washington and Idaho. Bryologist, 68. — Ireland R. R. (1967). Chromosome studies on mosses from the state of Washington. II. Bryologist, 70, 3. — Khanna K. R. (1967). A cytological investigation of the mosses on the Rocky Mountains. Univers. of Colorado Studies, Series in Biology, 26. — Smith A. J. E. a. M. E. Newton. (1967). Chromosome studies on some British and Irish mosses. II. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5. — Smith A. J. E. a. M. E. Newton. (1968). Chromosome studies on some British and Irish mosses. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5. — Steere W. C. (1954). Chromosome numbers and behaviour in Arctic mosses. Bot. Gaz., 116. — Vaarama A. (1950). Accessory isochromosomes in the moss *Dicranum majus*. Nature, 165. — Vaarama A. (1955). On the characteristics of the spontaneous bivalent race of *Funaria hygrometrica*, Arch. Soc. Vanamo, 9. — Wylie A. P. (1957). The chromosome numbers of mosses. Trans. Brit. Bryol. Soc., 3. — Yano K. (1951). On the chromosomes in some mosses. I. Bot. Mag. Tokyo, 64.

Институт ботаники
Академии наук
Украинской ССР,
г. Львов.

(Получено 10 VI 1969).

УДК 581.526.32 : 626.886

А. Г. Шехов

ВЛИЯНИЕ СРОКОВ ОБВОДНЕНИЯ НА ЗАРАСТАНИЕ РЫБОВОДНЫХ ПРУДОВ В ДЕЛЬТЕ ДОНА

С 2 рисунками

A. G. SHEKHOV. THE EFFECT OF TIME OF IRRIGATION ON THE OVERGROWING OF PONDS IN THE DON DELTA

В данной работе описывается растительный покров, который существовал на одном из участков в дельте Дона перед созданием здесь рыбоводного хозяйства с нерестово-вырастными водоемами. Показаны изменения растительности, происшедшие через несколько лет при обычных условиях затопления, и влияние более длительного обводнения на состояние растительности водоемов на следующий год после затопления.

Развитие растительности в водоемах зависит от многих причин. В водохранилищах решающее значение имеет режим уровня водоемов и наличие зачатков растений (Экзерцев, 1962; Белавская и Кутова, 1966). Большое воздействие оказывают застой воды и слабый газообмен, которые ведут к сильному зарастанию и катастрофическому заболачиванию водоемов (Экзерцев, 1961). По данным Р. Павлиновой (1939), повышение температуры воды в водохранилище на 4—8° по сравнению с температурой воды в Волге приводило к увеличению гидрологического лета до 9 и даже 12 месяцев и интенсивному зарастанию водохранилища болотной и водной растительностью.

Зарастание рыбоводных прудов ведет к уменьшению полезных площадей, а разложение растительности вызывает дефицит кислорода в воде. Кроме того, по В. С. Ивлеву (1950) при распаде в воде растительных участков тростника *Phragmites communis* Trin. образуются токсические вещества, отравляющие икру, молодь и даже взрослых рыб.

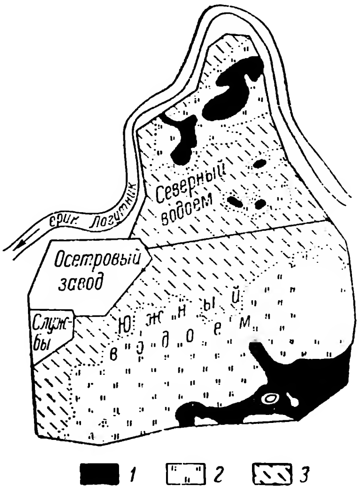


Рис. 1. Растительный покров на участке Рогожкинского нерестово-вырастного хозяйства, 1950 г.

Растительность: *1* — осоково-тростниковая, *2* — осоково-пырейная, *3* — кермеково-пырейная.

Исследования состояний и изменений высшей водной растительности проводились на Северном водоеме Узякского и более углубленно (подробное картирование, стационарные наблюдения) на Северном водоеме Рогожкинского нерестово-вырастного хозяйства (НВХ).

Рогожкинское НВХ расположено на левом берегу ерика Лагутника, одного из дельтовых рукавов р. Дона. Оно имеет 2 пруда или «водоема» Южный — 508 га и Северный — 233 га.

Нерестово-вырастные водоемы представляют собой обвалованные дамбами участки, поверхность которых состоит из естественных плавных повышений и понижений, с разностью высот до 1.5 м. Для осушения водоемов по дну проложена сеть сбросных каналов шириной 3—4 м, глубиной 1—1.5 м.

На участке Северного водоема Рогожкинского НВХ до 1950 г. развивалась пойменная растительность. Повышения дельты с солончаковато-солонцеватыми луговыми почвами (182 га) и супесчаными аллювиального типа (23 га) были заняты сухими кермеково-пырейными с бескильницей *Puccinellia distans* (L.) Parl. и ситником *Juncus gerardii* Lois., лугами (145 га) и умеренно влажными осоково-пырейными с разнотравьем (60 га). На пониженных участках с глинистыми лугово-болотными почвами были распространены заболоченные луга (28 га) с осоково-тростниковой растительностью (рис. 1).

Растительность Северного водоема Рогожкинского НВХ в 1961 и 1962 гг. изучалась на 2 постоянных профилях, проложенных в направлениях, охватывающих все разнообразие растительных группировок (рис. 2, штриховые линии *I—I* и *II—II*). Было проведено картирование растительности путем прокладки дополнительных профилей (Катанская, 1956) с показом на карте размещения растительных формаций (рис. 2).

Выделенные растительные единицы можно расположить в один экологический ряд: от растительности подтопляемых участков до растительности, произрастающей на предельных глубинах.

На возвышенных участках подтопляемых или заливаемых с глубиной воды до 20 см развивались сообщества бекманиево-пырейной формации — Beckmannia eruciformis + Agropyron repens[1] с примесью бескильницы *Puccinellia distans* (L.) Parl. и дербенника *Lythrum salicaria* L.

---

[1] Названия растений даны по определителю П. Ф. Маевского (1954) «Флора средней полосы европейской части СССР».

С увеличением слоя воды бекманиево-пырейные луга сменялись сообществами, относящимися к формациям морского клубнекамыша Bolboschoenus maritimus purum и клубнекамышово-рогозовым Typha angustifolia+T. laxmannii—Bolboschoenus maritimus. Среди доминантов в сообществе последней формации принимали участие ежеголовник *Sparganium ramosum* Huds., сусак *Butomus umbellatus* L., частуха *Alisma plantago-aquatica* L.

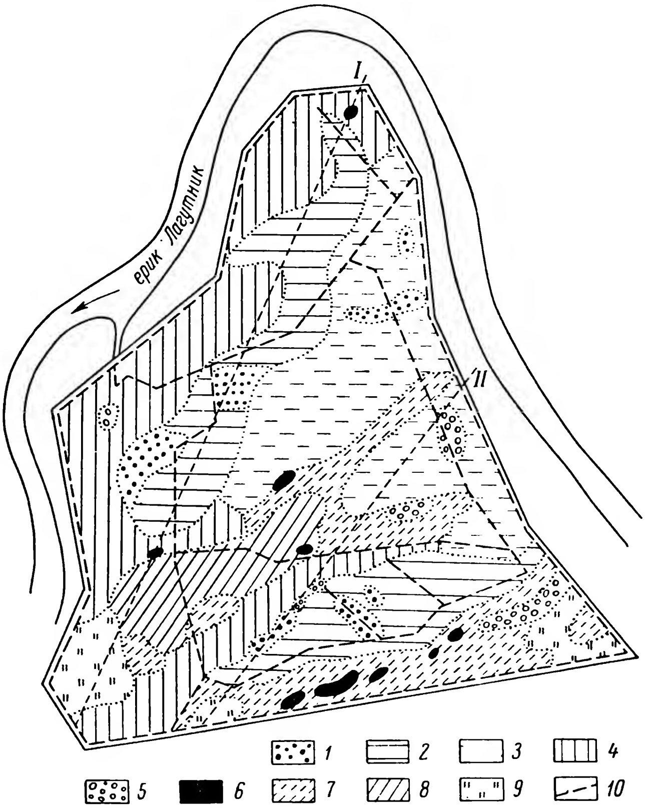


Рис. 2. Карта растительности Северного водоема Рогожкинского нерестово-вырастного хозяйства, июль 1962 г.

Формации: 1 — Potamogeton pectinatus+Myriophyllum spicatum, 2 — Schoenoplectus lacustris purum, 3 — Typha angustifolia+Schoenoplectus lacustris, 4— Typha angustifolia purum, 5 — Phragmites communis+Typha angustifolia + Schoenoplectus lacustris, 6 — Phragmites communis purum, 7 — Typha angustifolia — Bolboschoenus maritimus, 8 — Bolboschoenus maritimus purum, 9 — Beckmannia eruciformis+Agropyron repens, 10 — каналы. Профили обозначены штриховыми линиями.

На участках с глубинами до 90—100 см господствовали заросли рогозов и озерного камыша Typha angustifolia+Schoenoplectus lacustris T. angustifolia + T. laxmannii, Sch. lacustris purum.

В последние годы в составе этих зарослей стал принимать участие водяной мох *Fontinalis* sp., который формировал нижний ярус.

Ограниченными участками среди травостоев клубнекамыша, рогозов и озерного камыша встречались заросли чистого тростника. Значительно бóльшие площади занимали собщества из смеси видов: Phragmites communis—Typha angustifolia—Schoenoplectus lacustris.

На свободных от высокой растительности (камыш, рогоз, тростник) участках (плесах), по каналам и руслам бывших небольших протоков (ериков) встречались мелкими участками фрагменты сообщества Potamogeton pectinatus—Myriophyllum spicatum. Кроме рдеста и урути в образовании сообществ принимали участие *Potamogeton lucens* L., *Po-*

lygonum amphibium L., *Agrostis stolonizans* Bess., мох *Fontinalis* sp., зеленые нитчатые водоросли *Spirogira* sp., *Mougeotia* sp.

Нерестово-вырастные пруды наполнялись водой с середины марта — начала апреля, в июне—июле воду спускали. Пруды находились под водой 90—105 дней, а затем их ложа высыхали.

Для борьбы с зарастанием и заболачиванием воздушно-водную растительность (рогоз, камыш, тростник) выкашивали и сжигали. Бо́льшую часть площади прудов перепахивали и засевали гречихой, горохом или сажали капусту, томаты; осенью убирали урожай.

Если же выращивали товарную рыбу, то воду в нерестово-вырастных прудах спускали в конце сентября. Под затоплением пруды находились в течение 180—200 дней. Ложа их за осень не высыхали, вода оставалась в каналах и остаточных лужах. Из-за влажной почвы обводненных участков невозможно было обработать ложе пруда. Воздушно-водная растительность вегетировала до зимы.

Удлинение в 2 раза сроков обводнения оказывало большое влияние на растительность в следующем году: заметно усиливалось зарастание и заболачивание прудов. С целью выявления влияния длительного обводнения на растительность были определены площади сообществ и урожай надземной массы растительности в год затопления и на следующий год. Площади сообществ измерялись по картам распределения растительности. Пробы на урожайность были взяты с метровых площадок в пятикратной повторности (Катанская, 1956).

Почти во всех сообществах на следующий год после длительного затопления травостои были более густыми и высокими. Урожай надземной растительной массы в сообществах формации Typha angustifolia увеличился на 20%, в сообществах Typha angustifolia + Schoenoplectus lacustris на 40%, а в камышово-рогозово-тростниковых зарослях Schoenoplectus lacustris + Typha angustifolia + Phragmites communis более чем вдвое. В чистых тростниковых зарослях урожай несколько понизился. Общий урожай надземной массы растительности в водоеме увеличился на 25%. Это произошло за счет расширения площадей воздушно-водной растительности и увеличения урожая в сообществах отдельных формаций (табл. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 1

Площади и продукция формаций водной и прибрежно-водной растительности Северного водоема Рогожкинского нерестово-вырастного хозяйства в 1961 г.

Формация	Площадь (в га)	Продукция (в т/га)		Общая продукция (в т)	
		сырая	воздушно-сухая	сырая	воздушно-сухая
Beckmannia eruciformis+Agropyron repens	14	11.30	4.45	160	60
Bolboschoenus maritimus purum	19	21.40	6.25	410	120
Typha angustipholia — Bolboschoenus maritimus	13	37.20	6.80	465	85
Phragmites communis purum	3	15.80	4.40	50	15
Phragmites communis+Typha angustifolia+Schoenoplectus lacustris	10	12.80	5.40	130	56
Typha angustifolia purum	50	45.70	11.70	2285	535
Typha angustifolia+Schoenoplectus lacustris	55	33.90	9.65	1860	530
Schoenoplectus lacustris purum	40	41.40	8.35	1650	330
Potamogeton pectinatus+Myriophyllum spicatum	29	27.90	4.80	810	140
Всего	233	—	—	7820	1870

ТАБЛИЦА 2

Площади и продукция формаций водной и прибрежно-водной растительности Северного водоема Рогожкинского нерестово-вырастного хозяйства в 1962 г.

Формация	Площадь (в га)	Продукция (в т/га)		Общая продукция (в т)	
		сырая	воздушно-сухая	сырая	воздушно-сухая
Beckmannia eruciformis+Agropyron repens	10	15.90	5.25	160	55
Bolboschoenus maritimus purum	17	24.60	10.70	420	185
Typha angustifolia — Bolboschoenus maritimus	32	38.20	7.60	1220	245
Phragmites communis purum	3	13.10	3.80	40	15
Phragmites communis+Schoenoplectus lacustris+Typha angustifolia	8	28.70	6.80	230	55
Typha angustifolia purum	56	55.40	11.45	3100	640
Typha angustifolia+Schoenoplectus lacustris	53	47.30	10.45	2510	560
Schoenoplectus lacustris purum	43	42.00	9.20	1810	400
Potamogeton pectinatus+Myriophyllum spicatum	11	28.10	5.05	310	60
Всего	233	—	—	9800	2215

В связи с периодическим заливанием прудов и более длительным сроком обводнения происходит смена растительных сообществ. Перед созданием рыбхоза и в первые годы работы тростниковые заросли занимали обширные площади в прудах. В 1960—1962 гг. они уже встречались в виде мелких куртин или смешанных травостоев, в которых тростник часто имел угнетенный вид и вытеснялся рогозовыми или камышовыми сообществами (рис. 1 и 2). Площади рогозовых и камышовых сообществ с нижним ярусом из мха *Fontinalis* sp. увеличивались. В 1961 г. моховый ярус был встречен только на 3 стационарных площадках из 20, а в 1962 г. он был уже на 7.

В зарослях воздушно-водных растений появлялись пятна «выпревов» — небольшие участки с погибшими побегами рогоза и камыша и редкими особями пузырчатки *Utricularia vulgaris* L.

Подобная картина расширения и смены зарослей наблюдалась в 1959 г., на следующий год после длительного обводнения, в Северном водоеме Узякского НВХ. Площадь воздушно-водной растительности (*Schoenoplectus*, *Typha*) расширилась здесь на 10%. Заросли были более густыми и высокими. В 1958 г. запас растительной массы на метровых площадках колебался от 1.4 до 5.8 кг, а в 1959 г. запас ее увеличился до 2.2—7 кг. На отдельных участках зарослей рогоза *Typha angustifolia* L. урожай надземной массы составил 11.7 кг/м^2 (по сырому весу). Таким образом, на следующий год после длительного затопления происходит интенсивное развитие воздушно-водной растительности. Увеличение периода обводнения препятствует проведению мероприятий по борьбе с зарастанием и заболачиванием в год затопления. В связи с этим оба водоема через год после длительного обводнения не заливались. Их высушили, оставшуюся растительность выкосили, ложа перепахали и использовали под посев сельскохозяйственных культур.

Образование большой надземной массы (до 4—7 кг/м^2) и примерно такой же или больший запас подземной массы (Красовский, 1962) создавали неблагоприятные условия в рыбоводных прудах вследствие накопления и разложения растительных остатков, ухудшения кислородного режима и заболачивания водоемов.

Заключение

В рыбоводных прудах, построенных в дельте Дона, луговая растительность на участках с глубинами более 20 см вытеснялась гидрофитной и гелофитной группировками.

Благодаря увеличению продолжительности обводнения с 90—105 до 180—200 дней в прудах создавались более благоприятные условия для развития зарослей *Typha angustifolia* L., *T. laxmannii* Lepechin, *Schoenoplectus lacustris* L. и сообществ этих же видов с нижним ярусом из водяного мха *Fontinalis* sp. При длительном обводнении в таких травостоях появлялись пятна «выпревов».

Длительное обводнение прудов не позволяет проводить мелиоративных работ в том же году в послерыбоводный период. Такие водоемы, как правило, через год после длительного затопления высушивались, растительность в них уничтожалась, и ложа их усиленно обрабатывались.

Для повышения эффективности рыбоводного использования нерестово-вырастных водоемов требуется их реконструкция, предусматривающая сокращение сроков обводнения и применение более действенных мелиоративных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

Белавская А. П. и Т. Н. Кутова. (1966). Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. инст. биолог. внутренних вод, 11, (14). — Ивлев В. С. (1950). Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов. Тр. Всес. гидробиол. общ., 2 — Катанская В. М. (1956). Методика исследований высшей водной растительности. Жизнь пресных вод СССР, IV. — Красовский Л. И. (1962). О биомассе подземных побегов тростника в озерах Барабы. Бот. журн., 47, 5. — Павлинова Р. (1939). К вопросу о зарастании водохранилища Горьковской энергетической станции. Бюлл. МОИП, отд. биол., 48. — Экзерцев В. А. (1961). Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохранилищ, 10. — Экзерцев В. А. (1962). Растительность литорали Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохранилищ, 12.

Азовский
научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства,
Ростов-на-Дону.

(Получено 1 IX 1968).

УДК 581.46 : 582.71

Серафим С. Серафимов

О СТРОЕНИИ ЦВЕТКОВ МИНДАЛЯ

С 3 рисунками

SERAFIM S. SERAFIMOV. ON THE STRUCTURE OF *AMYGDALUS* L. FLOWERS

В статье рассматривается вопрос о формировании гипантиевых завязей цветка миндаля.

В природе можно встретить множество отклонений от нормального типа строения отдельных органов растений. Эти отклоняющиеся формы принято называть «тератологическими».

Часто встречается метаморфоз органов, превращение одних органов в другие, фасциирование, пролиферация и т. п. Цветки *Papaver somniferum* L. представляют классический пример превращения тычинок в лепестки, где можно наблюдать полную гамму переходов. Подобное явление мы не раз наблюдали у цитрусовых и у некоторых декоративных роз. Комарницкая и Чернояров (1957 г.), например, сообщали о полном метаморфозе одних органов цветка персика в другие.

В одной из наших работ (Серафимов, 1959 г.) сообщалось о некоторых отклонениях от нормального строения цветков миндаля. Цель настоящей работы — дальнейшее исследование этого явления.

В последние годы в коллекционных садах Опытной станции в Поморие (Болгария) выращивается свыше 150 сортов и форм миндаля, включая 54 стандартных сорта и множество элитных форм, присланных нам из Никитского ботанического сада (Крым). Выращиваются также сотни плодоносящих сеянцев, полученных от гибридизации и свободного опыления. Весь этот материал является основной базой для наших биологических исследований. Параллельно продолжается изучение производственных миндальных насаждений района нашей станции (Бургасский округ).

Более подробно проанализированы цветки деревьев сортов Ахелой-1, Элита У-2 и в последний год нашей работы Пагман-5.

Ахелой-1 выращивается на территории с.-х. кооператива в д. Ахелой, в 2 км от берега моря. Дерево, цветки которого изучались, растет на южном склоне небольшого возвышения (80 м над ур. моря). Условия богарные, почва бедная; материнская порода — андезит на глубине около 1 м, иногда выходит на поверхность. Обрабатывается только половина участка, которая уплотнена виноградниками. Плоды мягкоскорлупые.

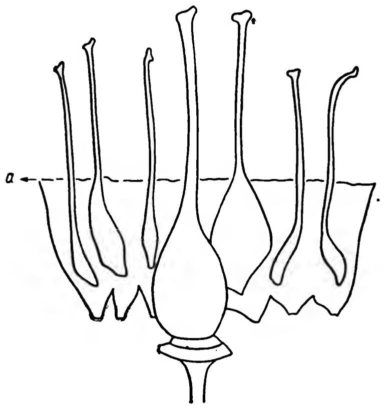


Рис. 1. Схема общего строения цветка с нормальной (в центре) и гипантиевыми завязями.

а — линия среза ниже основания околоцветника.

Элита У-2 — сеянец от свободного опыления в возрасте 12 лет. Выращивается на высоком агрофоне в селекционном саду Опытной станции. Плоды бумажноскорлупые. Дерево неустойчиво против *Fusicladium amygdali.*

Пагман-5 — сеянец от свободного опыления. Выращивается в парке дер. Пагман (Pagman), провинция Кабул, Афганистан, на высоте 2100 м над ур. моря, возле р. Пагман. Почва аллювиальная, задерненная. Дерево не старше 18 лет. В условиях холодного климата этой высокогорной долины массовое цветение миндаля наступило к 1 V.

Строение нормального цветка миндаля имеет формулу $K_5C_5A_{30}G$ 1—2. Как отмечалось выше, в цветках некоторых деревьев миндаля мы нашли вполне сформированные дополнительные части цветка, расположенные ниже основания тычиночных нитей и в стороне от центральной основной завязи, т. е. на стенках гипантия (рис. 1). Поэтому мы назвали их гипантиевыми завязями.

Для нас был неясен вопрос, насколько часто можно наблюдать у миндаля такого типа аномальные цветки. Представляла также интерес зависимость между числом отдельных составных частей цветка и дополнительных гипантиевых завязей. Для этой цели подсчитывались все части у 100 цветков и отмечались их взаиморасположение и строение. Массовые исследования были проведены в 1963, 1964 гг. в коллекционных и селекционных насаждениях Опытной станции, а наблюдения на Пагман-5 — в мае 1966 г.

Предлагаем вниманию читателей некоторые данные наших исследований.

Частота формирования «гипантиевых завязей»

Данные табл. 1 отражают исследования 100 сортов и форм миндаля в 1964 г. Видно, что у 22% из наблюдаемых сортов имеется до 5% цветков с 2 нормальными завязями. У 4 сортов из ста имеется 10% таких цветков.

Значительное число сортов формирует неполные цветки: у 34% сортов имеется до 5% цветков с «дефектными» завязями, у 9% — 10% таких же цветков, а у 6% сортов — до 50% неполностью сформированных цветков; у одного сорта 75% цветков были с «дефектными» завязями.

ТАБЛИЦА 1

Частота отклонений от нормального типа строения цветка у 100 сортов миндаля[1]
(процент сортов с отклонениями от всего количества исследованных сортов)

Количество цветков с отклонениями	С 2 нормальными завязями	С ненормальными завязями	Количество гипантиевых завязей							
			1	2	3	4	5	6	7	8
До 5	22	34	15	6	7	3	1	—	1	—
До 10	2	9	3	2	—	—	1	2	1	—
До 15	1	3	3	2	1	2	1	—	—	1
До 20	1	7	3	2	1	—	—	—	—	—
До 25	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
До 50	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—
До 75	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

---

[1] Из них 19 крымских, 6 американских, 5 албанских, 1 французский, 62 сорта местного происхождения, 8 селекционных элит.

Поражает большое число (59%) сортов, имеющих в цветках гипантиевые завязи. Так, у 15 сортов до 5% цветков образует 1 гипантиевую завязь; 6%—2 и 7% — 3 таких завязи.

Из данных табл. 1 видно, что это явление не какое-то изолированное отклонение от нормы, а вполне постоянное, закономерное. При этом у всех изучаемых сортов, за исключением Горица-161 и до некоторой степени селекционной Элита У-2, наблюдается средняя и высокая урожайность. Многие сорта отличаются очень высокой урожайностью. Это укрепляет нас в мысли, что формирование гипантиевых завязей не следует расценивать как «дефективность» цветков, как ненормальность, ведущую к понижению урожайности. Впрочем отмечены и некоторые исключения этого рода, описанные ниже.

В табл. 2 дана сводка результатов исследований 1963, 1964 гг. Сорта Горица-15, Горица-62, Горица-161, Поморие-4 и другие отличаются высоким процентом цветков, сформировавших гипантиевые завязи. У сортов Горица-161, Поморие-4 и Горица-15 преобладают цветки с повышенным количеством гипантиевых завязей. Можно подчеркнуть, что у Горица-161 регулярно бывает немалое число гипантиевых завязей хорошо развитых, почти нормального размера, но семяпочки в них пока не были обнаружены ни разу.

По-видимому, на частоте формирования гипантиевых завязей сказываются условия выращивания деревьев. К этому выводу мы пришли, изучая данные, характеризующие разные деревья одного и того же сорта, выращиваемые в разных условиях. Так, например, у исходного сеянца сорта Влас-44, выращиваемого в саду деревни Влас Бургасского округа, при крайне низкой агротехнике 13% цветков образовали гипантиевые завязи. У деревьев того же сорта, привитых и выращиваемых в коллекционном саду Опытной станции в Поморие, при хорошем уходе только одиночные цветки дали гипантиевые завязи. То же наблюдалось и у сорта Поморие-4: в 1963 г. у исходного дерева мы насчитали до 77% цветков с гипантиевыми завязями, в 1964 г. — 76.6%. У деревьев этого же сорта, выращиваемых в коллекционном саду, — соответственно 46.7 и 56%. Близкое к этому соотношение наблюдалось и у сортов: Горица-15, Горица-62 и других. Этот предварительный вывод нуждается, конечно, в дальнейшем уточнении.

Во всяком случае надо подчеркнуть, что постоянно наблюдаемое большое количество цветков с гипантиевыми завязями, так же как и большое число последних в одном цветке у сорта Поморие-4, не оказывает отрицательного влияния на плодоношение как исходного, так и привитых деревьев.

ТАБЛИЦА 2

Частота формирования гипантиевых завязей у некоторых сортов миндаля в 1963, 1964 гг., выращенных в разных условиях (в %)

Сорт	Число исследуемых цветков					Число гипантиевых завязей												
	общее	с 1 нормальной завязью	с 2 нормальными завязями	с гипантиевыми завязями	с ненормальными завязями	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14
1963 г.																		
Поморие-4 (исходное дерево) . .	100	—	—	77	—	26	22	17	13	8	1	—	—	—	—	—	—	—
Поморие-4 (привитое дерево) . .	70	—	—	46	—	23	7	11	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-15 (исходное дерево) . . .	80	53	11	66	48	19	10	9	2	8	6	—	4	2	4	2	—	—
Горица-15 (привитое дерево) . . .	42	—	88	48	—	14	17	7	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-62 (исходное дерево) . .	100	—	—	37	—	28	7	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-62 (привитое дерево) . . .	100	79	—	9	—	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-161 (привитое дерево) . .	75	—	—	92	—	12	21	10	16	10	8	7	1	2	—	—	1	1
1964 г.																		
Поморие-4 (исходное дерево) . .	150	100	—	76	—	12	27	16	12	7	1	1	—	—	—	—	—	—
Поморие-4 (привитое дерево) .	150	100	—	56	28	19	14	12	5	3	2	—	—	—	—	—	—	—
Влас-44 (привитое дерево)	200	88	—	0.5	13	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-15 (привитое дерево) . .	170	98	—	27	17	13	12	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Горица-62 (привитое дерево) . .	200	75	—	15	25	11	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Взаимозависимость частоты формирования гипантиевых завязей и числа других частей цветка

Данные табл. 3—5 отражают результаты исследования строения цветков сортов: Ахелой-1, Элита У-2 и Пагман-5.

Прежде всего бросается в глаза разница между этими сортами по числу тычинок: у Элита У-2 их от 17 до 48, у Ахелой-1 от 25 до 40, а у Пагман-5 от 1 до 20. При этом частота цветков по числу тычинок не совпадает у этих 3 сортов. У Ахелой-1 самое большое число цветков формируют 30 и 34 тычинки, у Элита У-2 — от 25 до 32 и у Пагман-5 — от 14 до 15.

Эти сорта отличаются и по другим показателям. Цветки Ахелой-1 с четным числом тычинок более часты, чем с нечетным, преобладают числа 30, 32, 34, 36. Наоборот, у Элита У-2 преобладают цветки с нечетным числом тычинок: 25, 27, 29 и 31. У Пагман-5 нет определенной закономерности. Как правило, число лепестков у Ахелой-1 нормальное, только у 6% цветков — 6 лепестков. Совершенно иная картина у Элита У-2 и Пагман-5. Так, у Элита У-2 лепестки варьируют в пределах 1—6, 5-лепестковые цветки очень редки. Число лепестков у Пагман-5 варьирует от 2 до 7, но преобладают 5-лепестковые (93%).

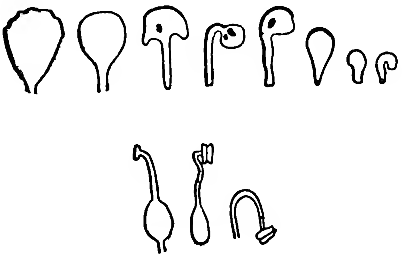


Рис. 2. Метаморфоз тычинок в цветках миндаля сорта Пагман-5.

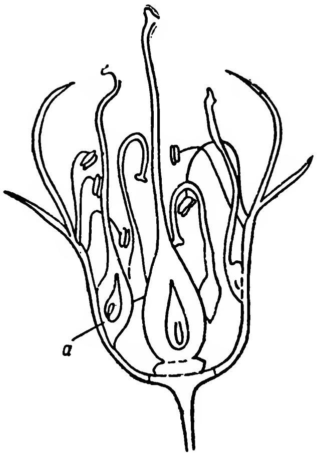


Рис. 3. Схематический разрез цветка миндаля сорта Пагман-5, показывающий местоположение гипантиевых завязей.

a — крупная гипантиевая завязь с семяпочкой.

Большое число гипантиевых завязей у Ахелой-1 и у Элита У-2, а также большое число цветков с близким к нормальному числу лепестков совпадают с наличием большого числа тычинок (в основном от 26 до 32). Так, например, цветки с числом тычинок от 17 до 25 и свыше 33 практически безлепестковые. По высокому числу тычинок и лепестков

ТАБЛИЦА 3

Частота отклонений числа тычинок (в %), сопоставленная с числом гипантиевых завязей у 100 цветков дерева Ахелой-1 (1964 г.)

Цветки	Число тычинок															
	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
С указанным числом тычинок	1	1	—	3	1	12	13	16	10	17	4	8	6	7	—	1
С гипантиевой завязью	—	—		—	—	4*	—	2	3	3	—	4	—	—	—	—
С 2 завязями	—	—		—	—	—	2	2	—	2	—	—	—	1	—	—
С 3 »	—	—		—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	—

---

* Указывается процент от общего числа исследованных цветков.

ТАБЛИЦА 4

Частота отклонений числа тычинок, сопоставленная с числом гипантиевых и нормальных завязей и лепестков у 100 цветков сорта Элита У-2 (7 V 1963)

Элементы сопоставления	Число тычинок																	
	17	18	19	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	48
	Процент цветков																	
С указанным числом тычинок	1	2	1	2	2	1	4	10	8	16	11	12	11	9	7	1	1	1
1 нормальная завязь+гипантиевые завязи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	1	—
2 нормальные+гипантиевые завязи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Нормальная без гипантиевых	1	1	—	1	2	1	2	5	4	9	9	9	4	4	1	1	—	—
1 гипантиевая без нормальных завязей	—	1	1	1	—	—	2	3	3	8	2	2	7	4	6	—	1	—
2 гипантиевые без нормальных	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Без нормальной завязи	—	1	1	1	—	—	2	4	4	6	3	2	7	4	6	—	—	—
Без завязи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—
Количество лепестков в цветке																		
1	—	—	—	—	—	1	1	—	1	2	1	3	1	2	2	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—
4	—	—	1	1	1	—	—	1	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

ТАБЛИЦА 5

Строение цветков миндаля Пагман-5 (6 V 1966)

Число частей цветка		Число тычинок																					Всего цветков
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	0	
		Процент цветков																					
Общее число цветков		4	1	1	1	4	3	—	2	1	6	4	4	9	16	29	4	3	1	—	2	5	100
В цветке 2 нормальные завязи		—	—	—	—	1	—	—	1	—	2	3	—	3	2	9	—	2	—	—	1	1	25
В цветке 3 нормальные завязи		—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	1	4
Цветок без завязей		—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Гипантиевых завязей в цветке	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	4	7	1	—	—	—	—	—	15
	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	5
	3	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4
	4	—	—	—	—	1	—	—	1	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
	5	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
	6	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4
	7	—	—	1	1	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
	9	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5
	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
	11	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3
Лепестков в цветке	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	3
	5	3	1	1	1	4	3	—	2	1	6	4	4	7	14	26	4	3	1	—	2	5	92
	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

показатели совпадают у сорта Пагман-5, хотя здесь наблюдается и ряд очевидных метаморфоз, о которых речь идет дальше.

Подобную зависимость можно отметить и между числом тычинок и гипантиевых завязей в одном и том же цветке. Самое большое число таких завязей у Ахелой-1 соответствует четному числу тычинок. У Элита У-2 нет подобной зависимости, а у Пагман-5 соотношение как раз обратное. Единственный цветок Элита У-2 с 6 лепестками и 2 завязями можно рассматривать как фасциацию из 2 неполных цветков.

Из данных табл. 4 видно, что у цветков с большим числом гипантиевых завязей отсутствует нормальная завязь. Только 5% цветков имеют одновременно оба типа завязей. Возможно, что здесь сказывается некоторое взаимоисключение обоих типов завязей. Такое взаимоисключение проявляется в значительно меньшей степени у сортов Горица-161 и Горица-62. Более четко это взаимоисключение (или перемещение) проявляется у сорта Пагман-5, только оно здесь проявляется между завязями и тычинками и в меньшей степени между тычинками и лепестками.

Цветки Пагман-5 расположены густыми «букетами» на коротких сближенных побегах. Они колокольчатой формы, с желтовато-белыми лепестками от среднего до маленького размера. Большое число нитей тычинок согнуто в направлении основания завязи. Некоторое число столбиков гипантиевых завязей также согнуто. По строению цветков это дерево очень похоже на сорт Поморие-73, выращиваемый в Опытной станции в Поморие (Болгария). У Пагман-5 тоже наблюдается некоторое размещение различных по строению цветков по высоте кроны. Наиболее измененные цветки расположены в верхней части каждой ветки, они раскрываются позднее, чем нижерасположенные.

Среди сотни исследованных сортов именно у цветков этого сорта (Пагман-5) было трудно разграничить круг основания тычинок от круга гипантиевых завязей. Последние иногда размещены по всей поверхности гипантия, включая круг тычинок. В отдельных цветках наблюдается неполный метаморфоз тычинки в завязь, а также тычинки в лепесток (рис. 2).

Пожалуй, самое интересное то, что в цветках Пагман-5 нашли гипантиевые завязи, в полости которых наблюдали вполне сформированную семяпочку (рис. 3 иллюстрирует это явление). Нет сомнения, что это настоящая гипантиевая завязь. Во многих цветках Пагман-5 можно наблюдать гипантиевые завязи крупного размера, почти нормальной величины. Некоторые из них расположены в круге тычинок, что абсолютно исключает возможность принятия их за нормальные, расположенные в центре оси цветка.

Из всех этих фактов пока что очень рано делать определенные выводы. Следует еще раз подчеркнуть, что это явление не единичное, оно не локализовано только в пределах района Бургасского округа на побережье Черного моря, а проявляется также и в других районах земного шара, на других высотах и широтах. Наши исследования продолжаются.

Опытная станция
по плодоводству и виноградарству
г. Поморие, Болгария.

(Получено 24 I 1967).

УДК 581.9 (477.9) : 582.394

П. С. Каплуновский

О НОВОМ ДЛЯ ФЛОРЫ КРЫМА ПАПОРОТНИКЕ

P. S. KAPLUNOVSKY. ON A FERN NEW FOR THE CRIMEAN FLORA

Описана флористическая находка, сделанная автором в северном горно-лесном районе полуострова. Ранее голокучник щитовниковый (щитовник Линнея) никем в Крыму не отмечался.

Флора Крымского полуострова сравнительно небогата папоротниками. Установление их видового состава было завершено более 40 лет тому назад, когда Е. В. Вульф обобщил все имевшиеся к тому времени материалы в I т. «Флоры Крыма» (1927). Там содержатся сведения о 24 видах семейства настоящих папоротников *Polypodiaceae*, из которых вид *Woodsia ilwensis* R. Br. приведен как сомнительный; впоследствии он, действительно, был исключен из числа крымских растений. Некоторые папоротники очень редки для Крыма, собирались всего 1—2 раза за весь период ботанического изучения полуострова.

В Дополнении к I т. «Флоры Крыма», вышедшем в 1959 г., изменения по папоротникам сводятся лишь к синонимическим. Новых видов папоротников по сравнению с данными Е. В. Вульфа найдено не было.

Однако в 1968 г. автор настоящей статьи обнаружил в диком состоянии новый для Крыма вид папоротника. Проверка гербарных экземпляров, любезно выполненная в Ботаническом институте АН СССР Н. Н. Цвелевым, подтвердила этот факт.

Речь идет о папоротнике *Carpogymnia dryopteris* (L.) A. et D. Löve, синонимы: *Dryopteris linnaeana* C. Chr., 1905 (Флора СССР, I, 1934), *Polypodium dryopteris* L. (Sp. Pl., 1753) — голокучник щитовниковый или щитовник Линнея, ранее он никем в Крыму не отмечался. Интересная находка, сделанная через много времени после того, как инвентаризация крымских видов папоротников считалась законченной, увеличивает число известных для полуострова дикорастущих представителей семейства *Aspidiaceae*.

Пока обнаружено и описано 2 участка, где произрастает новый для флоры Крыма папоротник. Они расположены в Перевальном лесничестве Симферопольского лесхоза (вне пределов Крымского заповедника), на северном макросклоне хребта Тырке́, относящемся к I гряде Крымских гор. Эти участки расположены недалеко друг от друга в кварталах № 119 и 120 указанного лесничества.

Первый участок произрастания *Carpogymnia dryopteris* находится в долине ручья Большая Бурунча, по правому ее борту, в 80 м от русла ручья, в том месте, где ручей в пределах 119 квартала круто поворачивает к северу. Высота над уровнем моря — 900 м, часть склона нижняя, экспозиция — на север. Микрорельеф участка очень неровный, крутизна 10°, прирусловая же часть обрывистая. Почва бурюземная, средней мощности, тяжелосуглинистая, с примесью щебня и камней, на смешанном делювии-элювии известняка и песчаников. Сверху почву покрывает плотная подстилка из листвы бука.

Древостой 10 Бук, единично Граб, Осина. Возраст деревьев основного яруса около 100 лет, высота 22 м, средний диаметр стволов 28 см, полнота 08—09, сомкнутость полога почти полная. Встречаются отдельные очень старые экземпляры бука до 88 см толщиной и 25 м высотой. Редкий подчиненный ярус образован весьма угнетенными деревцами бука толщиной 6—15 см. Подрост бука и граба немногочисленный, расположен куртинами по более освещенным местам, под просветами полога. Единично встречаются мелкие, угнетенные экземпляры кустарников — лещины, бузины черной и калины обыкновенной, а на почве — плети *Rubus caesius* L.

Carpogymnia dryopteris растет под пологом насаждения отдельными редкими группами (степень покрытия почвы в пределах групп 02—04, общая степень покрытия менее 01); площадь отдельных групп достигает 9—16 м². Групповое произрастание папоротника понятно, этот вид хорошо размножается вегетативным путем посредством длинных тонких корневищ. Высота растений 10—28 см, они имеют тонкие бледно-зеленые вайи (влияние сильного затенения кронами бука), однако большинство экземпляров в июле были с развитыми кучками спорангиев (данный папоротник по своей экологии — растение тенистых влажных мест). Большинство групп папоротника на описываемом участке — чистые заросли без других травянистых видов, лишь в некоторых куртинах попадались небольшие экземпляры *Mercurialis perennis* L. Вследствие высокой сомкнутости древесного полога травяной покров в этом насаждении редкий — общее покрытие менее 01. Отмечаются следующие виды травянистых растений, сопутствующих этому папоротнику (4 VIII 1968 г.):

Athyrium filix femina Roth — sp.,
Dryopteris filix mas Schott — sp.,
Asperula odorata L. — sp.,
Mercurialis perennis L. — sp.,
Platanthera bifolia Rich. — sol.,
Polygonatum multiflorum (L.) All. sol.,
Neottia nidus (L.) Rich. — sol.,
Sanicula europaea L. — sol.,
Rhamishia secunda (L.) Garcke—sol.,
Geranium robertianum L. — sol.

Это обычные растения влажных и умеренно влажных мест в буковом лесу, выносящие сильное затенение почвы. На более освещенных местах количество травянистых видов возрастает, к указанным выше добавляются *Dactylis glomerata* L., *Poa nemoralis* L., *Zerna benekenii* (Lange) Lindm., *Milium effusum* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Carex digitata* L., *Convallaria majalis* L., *Calamintha grandiflora* (L.) Moench, *Primula acaulis* Jacq., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Solidago virgaurea* L., *Viola montana* L., *Lathyrus aureus* Taub., *Euphorbia amygdaloides* L., *Silene commutata* Guss., *Stachys sylvatica* L., *Epilobium montanum* L.

Степень обилия этих растений находится в пределах sp.—sol. Непосредственно у русла ручья обильны *Ranunculus acer* L., *Scrophularia alata* Gilib., *Circaea lutetiana* L., *Urtica dioica* L., образующие местами сомкнутые группы. Мхи на почве представлены только небольшими пятнами *Mnium undulatum* Hedw., *Isotecium myurum* (Poll.) Brid.

Второй участок произрастания *Carpogymnia dryopteris* в Перевальном лесничестве находится в квартале 120, на расстоянии примерно 1.2 км от первого, если следовать по основной дороге, пересекающей эти лесные кварталы. Здесь растет буково-грабовый лес, около 80 лет, III бонитета. Почва обеднена потерей гумусового горизонта, смытая, почти лишена подстилки, с густым моховым покровом из *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. formosum* Hedw., *Hylocomium splendens* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw. Редкий и неравномерный травяной покров с преобладанием *Fragaria vesca* L., *Poa nemoralis* L., *Dactylis glomerata* L., *Epilobium montanum* L.

Carpogymnia dryopteris растет здесь рассеянными экземплярами по моховому покрову справа от дороги. Условия освещения здесь лучше, чем на первом из описанных участков, и это отразилось на габитусе папоротника: листья меньше по размерам, более плотные и слегка желтоватой окраски по сравнению с теневыми экземплярами. На нижней поверхности вай — обильные сорусы.

Известным до сих пор единственным представителем рода *Carpogymnia* в Крыму был *C. robertiana* (Hoffm.) A. et D. Löve, отмечавшийся на территории Заповедника (впервые обнаружен в 1925 г.). Он очень редок, и в гербарии Никитского ботанического сада имеется лишь в недавних сборах Кочкина и Самсоновой из урочища Узень-баш. Обнаруженный нами в Перевальном лесничестве вид *Carpogymnia dryopteris* является вторым видом данного рода в Крыму, и, по-видимому, столь же мало распространенным — за полуторавековой период ботанического изучения полуострова он обнаружен впервые. По морфологическим признакам эти 2 вида папоротника отличаются весьма четко.

Общий ареал *Carpogymnia dryopteris* обширен, охватывает северную и среднюю Европу, Сибирь и заходит в Северную Америку; в европейской части нашей страны ареал простирается от Карелии и бассейна Двины и Печоры на юг в зону смешанных хвойно-широколиственных лесов. Отмечен этот вид в Дагестане, западном и южном Закавказье, а в Украинских Карпатах его можно найти как в буковых, так и в хвойных лесах, здесь это обычное растение в папоротниковом покрове влажных тенистых лесов.

Ареал вида не сплошной, южные его участки изолированы и связаны с горными лесами, что соответствует экологии данного растения. К известным до сих пор районам произрастания голокучника щитовникового теперь следует добавить и леса Крыма. Наиболее близки к обнаруженному местонахождению этого папоротника кавказские пункты его произрастания; с находкой его в Крыму пополняются наши сведения о крымско-кавказских флористических связях.

Carpogymnia dryopteris — это третья флористическая находка автора в Перевальном лесничестве Симферопольского лесхоза (данные о двух предыдущих опубликованы). Массив этого лесничества, занимающий северные склоны горы Тырке́, часть Долгоруковского нагорья и западную часть склона горы Караби-Яйлы, явился благодарным объектом ботанических исследований. Менее изученный в ботаническом отношении, чем другие горнолесные районы Крыма, он заслуживает особого внимания флористов.

ЛИТЕРАТУРА

Каплуновский П. С. (1964). О находках зимолюбки *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt. в Крыму. Бот. журн., 49, 2. — Каплуновский П. С. (1967). О дикорастущем волчеягоднике *Daphne altaica* Pall., как новом виде для флоры Крыма. Бот. журн., 52, 4. — Привалова Л. А., Ю. И. Прокудин. (1959). Дополнения к I т. «Флоры Крыма». — Флора Крыма. (1927). Том I, выпуск 1. — Флора СССР. (1934). Том 1.

Закарпатская лесная
опытная станция,
г. Мукачево.

(Получено 11 IV 1969).

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.998 (479.25)

И. Г. Аревшатян

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЛАХ ВИДОВ *TARAXACUM* WEBER ИЗ АРМЕНИИ

I. G. AREVSHATIAN. NEW DATA ON THE CHROMOSOME NUMBERS OF *TARAXACUM* WEBER SPECIES FROM ARMENIA

Проведено кариологическое исследование 9 видов *Taraxacum* Weber из Армении, для 6 видов: *T. fulvipile* Harv., *T. daralagezicum* Schischk., *T. stenolepium* Hand.-Mazz., *T. praticola* Schischk., *T. armeniacum* Schischk., *T. schelkovnikovii* Schischk., соматические числа определены впервые. Подтверждено исследованное ранее основное число x = 8. Выявлены диплоидные, триплоидные, тетраплоидные, пентаплоидные и гептаплоидные растения.

Род *Taraxacum* Weber отличается большой изменчивостью признаков. Все вегетативные части растения, особенно листья, меняют свою форму в зависимости от экологических факторов. Анализ морфологических признаков и географического распространения без изучения особенностей эмбриологических, кариологических и анатомических признаков не может помочь при решении трудных вопросов систематики рода *Taraxacum*. До настоящего времени исследователями разных стран цитологически изучены 136 видов этого рода. На основании этих исследований *Taraxacum* считается полиморфным родом, состоящим из комплекса полиплоидных и диплоидных видов, среди которых обычно апомиктическое размножение.

Однако к хромосомным числам, не документированным гербарным листом (с указанием точного места произрастания растения и гербария, в котором изучавшийся экземпляр хранится), надо относиться с осторожностью, поскольку мы не можем проверить правильность определения.

Настоящая работа посвящена определению хромосомных чисел некоторых видов *Taraxacum* из Армянской ССР. Материалом для исследования послужили семена растений, собранных в разных районах Армении во время экспедиций. Гербарий образцов хранится в Ботаническом институте АН АрмССР в г. Ереване. Числа хромосом изучались в меристематических тканях корней. Была использована методика приготовления давленых постоянных препаратов (Battaglia, 1957). Результаты исследования приведены в таблице.

Как видно из таблицы, нами определены числа хромосом для 9 видов *Taraxacum*. Впервые приводятся числа хромосом для 6 видов: *T. fulvipile* Harv. $2n=16$, *T. daralagezicum* Schischk. $2n=16$, *T. stenolepium* Hand.-Mazz. $2n=32$, *T. praticola* Schischk. $2n=24$, *T. armeniacum* Schischk. $2n=32$, *T. schelkovnikovii* Schischk. $2n=32$.

T. montanum (C. A. Mey.) DC. широко распространен в Армении, встречаясь в разных экологических условиях. Ранее он был изучен Поддубной-Арнольди и Диановой (1937) и Ричардсом (Richards, 1969), которые нашли у него $2n=40$. В нашем материале этим числом обладает растение, собранное из окр. развалин сел. Асни. Образцы из 10 других местонахождений оказались одинаково тетраплоидами с $2n=32$, несмотря на варьирование внешних морфологических признаков в разных популяциях. *T. montanum*, собранный из Абовянского района между сел. Гохт и монастырем Гехард, оказался гептаплоидом с $2n=56$. Это растение отличается от других более плотными кожистыми листьями и более сильным сероватым налетом на листьях.

T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz. в Армении встречается редко. Собранные нами растения из заболоченных мест оказались диплоидами с $2n=16$. То же число приводят для этого вида Густафссон (Gustafsson, 1932a, 1935), Поддубная-Арнольди и Дианова (1937), Тарнавский (Tarnavschi, 1938), Ричардс (Richards, 1969). Хоу-Лиу (Hou-Liu, 1962) у него определил $2n=32$ (растения определены Ван-Сестом).

T. fulvipile Harv., собранный в верхней зоне леса, также оказался диплоидом с $2n=16$. Тоже диплоидный вид *T. daralagezicum* Schishk. с $2n=16$ был собран на послелесных лугах.

Широко распространенный в Армении вид *T. stenolepium* Hand.-Mazz. в 2 разных местонахождениях оказался тетраплоидом с $2n=32$.

T. officinale Weber — полиморфный, космополитный вид, цитологически и эмбриологически исследуется разными авторами начиная с 1905 г. Для него приводятся следующие числа хромосом: $2n=8$, 16, 18, 22—28, 24+2B, 30, 32—34, 36—38, 40, 46, 50, 52, 68?, 76. Такое различие в числах, по-видимому, является следствием апомиксиса, характеризующего этот вид. *T. officinale*, широко распространен в Армении, встречается преимущественно во влажных местах. В нашем материале из 8 разных местонахождений *T. officinale* оказался триплоидом, постоянно с одним и тем же числом хромосом $2n=24$.

T. praticola Schischk., также широко распространенный в Армении, в наших сборах представлен триплоидной формой с $2n=24$.

T. armeniacum Schischk., морфологически близкий к *T. praticola*, в двух разных местонахождениях оказался тетраплоидом с $2n=32$.

Хромосомные числа видов *Taraxacum* из Армении

Вид	2*n*	Гербарные экземпляры
T. montanum (C. A. Mey.) DC.	32	Гегамский хребет, Абовянский р-н, склон над монастырем Гехард, 2000 м, № 1302, 1305, 1308 1314, 1315, 1325.
То же	32	Абовянский р-н, окр. сел. Арамус, 1500 м, № 701,
» »	32	Абовянский р-н, окр. курорта Арзни, 1300 м, № 1224, 1226.
» »	32	Абовянский р-н, окр. развалин храма Аменапркич, 1700 м, № 1605, 1606, 1608, 1609, 1612, 1615, 1634, 1637.
» »	32	Азизбековский р-н, окр. сел. Хндзорут, № 2000 м, № 1337, 1364.
» »	32	Азизбековский р-н, окр. сел. Кечут, 2000 м, № 1673.
» »	32	Аштаракский р-н, окр. сел. Тхит, 1600 м, № 1259, 1260, 1261, 1265.
» »	32	Аштаракский р-н, окр. сел. Евгард, 1400 м, № 1286, 1371, 1686.
» »	32	Гугаркский р-н, окр. сел. Гамзачиман, 2000 м, № 1051, 1058.
» »	32	Егегнадзорский р-н, между сел. Кавушук и Гюллидуз, 1900 м, № 1681.
« »	40	Араратский р-н, Урцский хребет, развалины сел. Асни, 800 м, № 569.
» »	56	Абовянский р-н, между сел. Гохт и монастырем Гехард, 1700 м, № 581.
T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz.	16	Араратский р-н, окр. сел. Кахцрашен, 820 м, № 794, 796.
T. fulvipile Harv.	16	Аштаракский р-н, окр. Нор Амберда, 1700 м, № 1499, 1500, 1505, 1506, 1509.
T. daralagezicum Schischk.	16	Егегнадзорский р-н, окр. сел. Варданес, 2200 м, № 1949, 1950, 1956, 1961.
T. stenolepium Hand.-Mazz.	32	Отроги хребта Цахкуняц, по дороге в Апаран, № 1654.
	32	Массив Арагац, южн. макросклон, 2700—2900 м, № 1123, 1106.
T. officinale Weber	24	Абовянский р-н, окр. сел. Арамус, 1500 м, № 1482.
То же	24	Абовянский р-н, между сел. Гарни и Гехадир, 1400 м, № 850.
» »	24	Абовянский р-н, окр. сел. Джрвеж, 1100 м, № 14.
» »	24	Ереван, городской парк, 950 м, № 565.
» »	24	Апаранский р-н, окр. сел. Еринджатап, 1800 м, № 1433, 1434.
» »	24	Араратский р-н, хребет Ерах, 850 м, № 721.
» »	24	Эчмиадзинский р-н, окр. озера Айгерлич, 850 м, № 453.
» »	24	Дилижанский заповедник, опушка леса, 1700 м, № 1044.
T. praticola Schischk.	24	Абовянский р-н, между сел. Гарни и Гехадир, 1400 м, № 286.
То же	24	Абовянский р-н, окр. сел. Арамус, 1500 м, № 409, 476.
T. armeniacum Schischk.	32	Кафанский р-н, окр. сел. Чакатен.
То же	32	Гугаркский р-н, окр. сел. Гамзачиман, 2000 м, № 1500.
T. schelkovnikovii Schischk.	32	Севанский р-н, окр. сел. Севан, 2000 м, № 1084.
То же	32	Массив Арагац, южн. макросклон, 2200 м № 1137.

T. schelkovnikovii Schischk., часто встречающийся у нас вид, исследован из 2 пунктов; он оказался тетраплоидом с $2n=32$.

Наши исследования подтверждают известные в литературе данные об основном числе хромосом $x=8$, характерном для рода *Taraxacum* (Darlington, Yanaki Ammal, 1945a; Darlington, Wylie, 1955).

Среди изученных видов 3 оказались диплоидами ($2n=16$), 2 вида — триплоидами, $2n=24$, 3 вида — тетраплоидами, $2n=32$. *T. montanum* в нашем материале представлен тетраплоидным, пентаплоидным и гептаплоидным растениями с $2n=32$, 40, 56.

Дальнейшие сравнительно-кариологические исследования помогут лучше разобраться в полиморфности рода, вызванной полиплоидией, апомиксисом и гибридизацией.

ЛИТЕРАТУРА

Поддубная-Арнольди В., В. Дианова. (1937). Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Taraxacum*. Бот. журн., СССР, 22, 3. — Флора СССР, XXIX. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Чуксанова Н. А., Л. И. Свешникова, Т. В. Александрова. (1968). Материалы к кариологии семейства Сложноцветных. Цитология, 10, 2. — Battaglia E. (1948). Ricerche sulla parameiosi restitutzionale nel genere *Taraxacum*. Caryologia, 1, 1. — Battaglia E. (1957a). A new «5-minutes Fixation» in chromosome analysis. Caryologia, IX, 2. — Battaglia E. (1957б). A Simplified Feulgenmethod Using Cold Hydrolysis. Caryologia, IX, 2. — Darlington C. D., E. K. Yanaki Ammal. (1954). Chromosome Atlas of Cultivated Plants. — Darlington C. D., A. P. Wylie. (1955). Chromosome Atlas of Flowering Plants. — Gelin O. E. V., A. Gustafsson. (1932a). On the Occurence of Satellites in Meiotic Division. Svensk. Bot. Tidskr., 26, 1—2. — Gustafsson A. (1932б). Spontane Chromosomenzahlerhöhung in Pollenmuterzellen und die damit verbundene Geminibildung Hereditas, 17, 1. — Gustafsson A. (1935). Studies on the Mechanism of Parthenogenesis, Hereditas, 21, 1. — Heitz E. (1926). Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich, I. Zeitschr. Bot., 18, 11—12. — Hou-Liu S. Y. (1962). The Chromosome counts of some *Taraxacum* species. Acta Bot. Neerl., 12, 1. — Juel H. O. (1905). Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 39, 4. — Koul M. L. H. (1964). Chromosome numbers in some medicinal Composites. Proc. Ind. Acad. Sci., Sect. B, 59, 2. — Malecka J. (1958). Chromosome numbers in some *Taraxacum* species in Poland. Acta. Biol. Cracov. (Bot.), 1, 1. — Malecka J. (1962). Cytological studies in the genus *Taraxacum*. Acta Biol. Cracov. (Bot.), 5, 2. — Mehra P. N. (1965). Cytological investigations on the indian *Compositae*. Caryologia, 18, 1. — Mulligan G. A. (1959). Chromosome numbers of Canadian weeds. II. Canad. Journ. Bot., 37, 1. — Okabe S. (1934). Über die Parthenogenesis bei einigen Japanischen Pflanzen. Bot. Mag. Tokyo, 48, (6)—(7). — Polya L. (1950). Chromosome numbers of Hungarian plants. II. Ann. Biol. Univ. Debreceniensis, 1. — Richards A. J. (1969). OPB Chromosome Number Reports. Taxon, 10. — Rohweber H. (1937). Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensräume. Planta, 27, 4. — Sharma A. K. a. T. Chattarjee. (1961). Structural Hybridity in a Diploid *Taraxacum*. Naturwissen., 48, 4. — Smith E. (1965). A Reeversion in *Taraxacum officinale*. Trans. Kansas Acad. Sci., 2, 68. — Takemoto T. (1954). Cytological Studies on *Taraxacum*. II. Japan. Journ. Genetics, 29, 4. — Takemoto T. (1956). Cytological Studies on *Taraxacum*. IV. Japan. Journ. Genetics, 31, 10—11. — Tarnavschi I. (1938). Karyologische Untersuchungen an Halophyten aus Rumänien im Lichte zytoökologischer und zytogeographischer Forschung. Bull. Fac. Stiint. Cernauti, 12. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67, 1. — Tischler G. (1937). Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. Cytologia, Fujii Jub. vol., 162—170. — Tschermak-Woess E. (1949). Diploides *Taraxacum vulgare* in Wien und Niederösterreich. Österr. Bot. Zeitschr., 96, 1.

Ботанический институт
Академии наук
Армянской ССР,
г. Ереван.

(Получено 16 I 1970).

УДК 581.5 : 581.132 : 582.736 (235.211)

М. А. Логинов и Ю. С. Насыров

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФОТОСИНТЕЗА ВЫСОТНОЗАМЕЩАЮЩИХ ВИДОВ *ASTRAGALUS* ЗАПАДНОГО ПАМИРО-АЛАЯ

С 2 рисунками

M. A. LOGHINOV AND U. S. NASYROV. ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF PHOTOSYNTHESIS OF *ASTRAGALUS* SPECIES INDIGENOUS TO HIGH ALTITUDES OF THE WESTERN PAMIRO-ALAY

В статье приводятся многолетние данные по величине максимального потенциального фотосинтеза, по температурно-световой зависимости этого процесса у 8 видов астрагала Западного Памиро-Алая. Дается анализ ареала изученных видов и зоны температурного оптимума фотосинтеза их. Статья рассчитана на физиологов, геоботаников и флористов.

Астрагалы в Таджикистане отличаются очень большим разнообразием и обилием, по данным Н. Ф. Гончарова и А. С. Королевой (1937), здесь насчитывается 152 вида астрагала. Они не только широко распространены, но и играют очень важную роль, входя в состав почти всех основных типов растительности республики и встречаясь во всех основных поясах вертикального профиля Памиро-Алая, начиная от равнинных пустынь и кончая наиболее высокими участками альпийской области.

Широкая экологическая амплитуда астрагалов делает их перспективными для эколого-физиологического изучения адаптационных и толерантных свойств видов, истории формирования и определения их биологической продуктивности.

Одним из показателей, характеризующих степень экологической пластичности или устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов внешней среды, является их фотосинтетическая деятельность, а именно наследственно-обусловленная потенциальная интенсивность процесса, реализация ее в естественных условиях, а также световая, температурная и углекислотная зависимости фотосинтеза.

Нашими предыдущими работами (Насыров, 1966; Логинов, 1968) и рядом других исследователей (Заленский, 1961, 1963, и др.) в последние годы выяснены зоны температурного оптимума, границы насыщения фотосинтеза светом и CO_2 и адаптационные сдвиги этих зон под влиянием климатических факторов у ряда растений.

Задача настоящей работы — изучение максимального потенциального фотосинтеза и коэффициента его реализации в естественных условиях, зависимости этого процесса от температуры и света у высотнозамещающих видов астрагала Западного Памиро-Алая.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза определялась радиометрическим методом при 1% концентрации CO_2 (Заленский и др., 1955; Заленский, 1959). Реальная интенсивность фотосинтеза (при естественной концентрации CO_2) изучалась колориметрическим методом Чатского и Славика (Čatsky, Slavik, 1958) и кондуктометрическим методом (Вознесенский, 1967).

Световые и температурные кривые фотосинтеза определялись радиометрическим методом в листовой камере с оптическим ступенчатым клином из нейтральных светофильтров (Семененко, 1957; Чмора, 1966). Во время определений фотосинтеза измерялась температура воздуха и листа, температура в камере, относительная влажность воздуха и освещенность. Все определения фотосинтеза проводились в 3-кратной повторности.

Объектом исследований служили 8 видов астрагала (табл. 1). Изученные растения представляют собой ряд высотнозамещающих видов астрагала вертикального профиля Западного Памиро-Алая. Каждый вид встречается в определенном типе растительности, каждому из них присущ свой пояс, высота распространения и ареал.

В табл. 2 представлены величины максимальной (потенциальной и реальной) интенсивности фотосинтеза и коэффициента реализации потен-

ТАБЛИЦА 1

Распространение некоторых высотнозамещающих видов *Astragalus* в Западном Памиро-Алае

Вид	Жизненная форма	Тип растительности	Пояс распространения	Ареал	Высота над ур. моря (в м)
A. exedens M. Pop. et. M. Kult.	Кустарник	Песчаная пустыня	Пустынный	Средняя Азия	До 400
A. rytilobus Bge.	Терофит, эфемер	Низкотравные полусаванны	От полусаванн до шибляка и чернолесья	Памиро-Алай, Тянь-Шань, Копет-Даг	300—1800
A. ephemeretorum N. Gontsch.	Криптофит	Крупнозлаковые полусаванны	От полусаванн до древесно-кустарниковых сообществ	Эндем Таджикистана	900—2300
A. tibetanus Benth.	Криптофит	Степи	Степной	Памиро-Алай, Тянь-Шань, Тибет, Афганистан	1800—3600
A. lasiosemis Boiss.	Хамефит	Степи, трагаканты	От древесно-кустарникового до субальпийского	Памиро-Алай, Центральный Тянь-Шань, Афганистан	2400—3500
A. alatavicus Kar. et. Kir.	Криптофит	Субальпийские степи	Субальпийский-альпийский	Памиро-Алай, Тянь-Шань, Алатау	2800—3800
A. bornmullerianus B. Fedtsch.	Хамефит	Трагаканты	Альпийский-субальпийский	Эндем Памиро-Алая	3100—3600
A. pauper Bge.	Криптофит	Субальпийский луг	Альпийский-субальпийский	Эндем Памиро-Алая	2800—4200

циальных возможностей у изученных видов астрагала. Как следует из табл. 2, для каждого вида характерна своя величина максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, являющаяся генетическим, наследственно-обусловленным признаком (Заленский, 1959, 1963; Насыров, Логинов, 1963).

Анализ интенсивности фотосинтеза изученных видов астрагала показывает, что у микротермных гигрофитов (*A. pauper*) ассимиляционная способность невысокая: по мере увеличения степени ксерофилизации растений величина максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза увеличивается. Наиболее высокая интенсивность фотосинтеза отмечена у мезотермных ксеромезофитов (*A. rytilobus*, 195±9 мг CO_2 на 1 грамм в час и *A. ephemeretorum*, 224±7 мг CO_2 на 1 грамм в час). Дальнейшая ксерофилизация растений ведет к снижению ассимиляционной активности их. Самая низкая интенсивность фотосинтеза отмечена у ксерофитов жарких пустынь и высокогорных трагакантов (*A. exedens*, *A. bornmullerianus*).

Однако данные табл. 2 показывают, что в целом виды астрагала характеризуются очень высокой ассимиляционной активностью как потенциальной, так и реальной. Это лишний раз подчеркивает, что бобовые обладают высокой энергетической способностью.

Одним из важных показателей является степень (коэффициент) реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в естественных условиях произрастания растений.

В табл. 2 приведены максимальные величины потенциальной и реальной интенсивности фотосинтеза астрагалов, полученные нами при 1% и естественной концентрациях CO_2. Эти величины получены на основании 5-летних полевых исследований. Как следует из

ТАБЛИЦА 2

Максимальная (потенциальная и реальная) интенсивность фотосинтеза и коэффициент реализации потенциальных возможностей у Памиро-Алайских астрагалов

Вид	Максимальная интенсивность фотосинтеза (мг CO_2/г сухого веса в час)		Коэффициент реализации потенциальной возможности
	потенциальная (1% CO_2)	реальная (0.03% CO_2)	
Astragalus exedens M. Pop. et M. Kult.	106 ±5	—	—
A. rytilobus Bge.	195 ±9	50 ±2	0.25
A. ephemeretorum N. Gontsch.	224 ±7	62 ±4	0.28
A. tibetanus Benth. .	167 ±4	56 ±3	0.33
A. lasiosemis Boiss.	80 ±2	—	—
A. alatavicus Kar. et Kir. . .	150 ±7	68 ±3	0.45
A. bornmullerianus B. Fedtsch.	87 ±3	35 ±3	0.40
A. pauper Bge.	123 ±8	48 ±1	0.40

табл. 2, в отличие от долинных видов высокогорные астрагалы характеризуются достаточно высокой степенью реализации потенциальных возможностей (0.40—0.45). Высокий коэффициент реализации потенциальных возможностей у высокогорных растений, видимо, объясняется тем, что насыщающая концентрация CO_2 для них составляет в среднем 0.02%, колеблясь в пределах 0.012—0.036% (Глаголева и Филиппова, 1965), в то время как для равнинных растений она составляет ~~4.1~~ 0.2—0.4%, т. е. в 10 раз выше (Пономарева, 1960). Насыщение фотосинтеза у высокогорных видов астрагала при малых концентрациях CO_2 указывает на их активную способность ассимилировать углекислоту из воздуха, что является, по данным Т. А. Глаголевой и Л. А. Филипповой (1965), одной из основных приспособительных особенностей высокогорных растений к специфическим условиям обитания с низким содержанием CO_2.

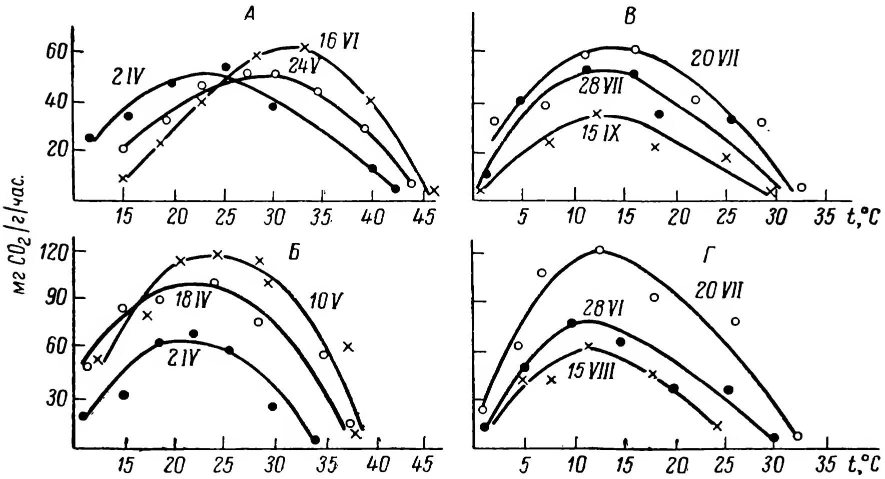


Рис. 1. Температурные кривые фотосинтеза Памиро-Алайских видов *Astragalus*.
А — *Astragalus exedens*, *Б* — *A. rytilobus*, *В* — *A. bornmullerianus*, *Г* — *A. pauper*.

На рис. 1 и в табл. 3 приводятся данные по адаптационным сдвигам на протяжении вегетационного периода и стойкости ассимиляционного аппарата к температуре у различных видов астрагала.

У *A. exedens*, имеющего распространение в пустынном поясе на высоте не более 400 м, ассимиляционный аппарат требователен и стоек к высоким температурам. Однако это растение характеризуется очень

ТАБЛИЦА 3

Некоторые эколого-физиологические особенности Памиро-Алайских астрагалов

Вид	Отношение к температуре			Насыщающая освещенность 10^3 лк
	оптимум для фотосинтеза	максимум для фотосинтеза	оптимум для прорастания семян	
Astragalus exedens M. Pop. et M. Kult.	20—37	42—46	13—24	65—70
A. rytilodus Bge.	18—28	34—38	9—18	50—60
A. ephemeretorum N. Gontsch.	22—28	37—39	11—18	55—65
A. tibetanus Benth.	14—21	32—36	—	60—70
A. lasiosemis Boiss.	12—20	31—36	7—13	75—80
A. alatavicus Kar. et Kir.	12—18	31—35	5—13	70—80
A. bornmullerianus B. Fedtsch.	10—18	31—34	4—14	85—90
A. pauper Bge.	9—15	30—34	4—11	60—70

высокой термопластичностью и адаптацией к условиям среды. В весенний период оптимум фотосинтеза сдвинут в сторону низких температур (20—27°), а в летний жаркий период он сдвигается в сторону высоких температур (30—37°). Не случайно поэтому этот вид активно растет и развивается как в весеннее прохладное время, так и в жаркий летний период.

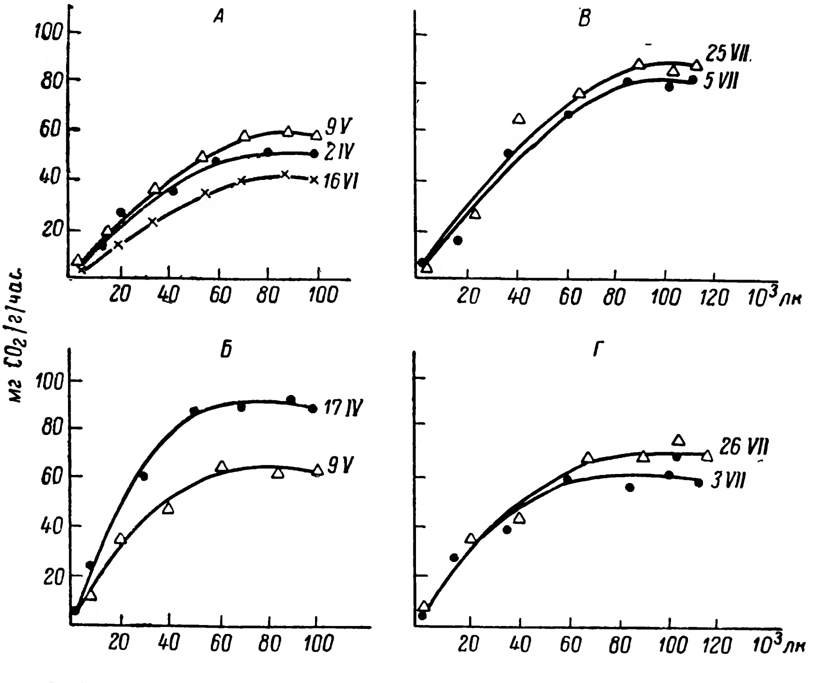


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза Памиро-Алайских видов *Astragalus*.
А — Astragalus exedens, Б — A. rytilobus, В — A. bornmullerianus, Г — A. pauper.

Аналогичная закономерность отмечена нами и у эфемера низкотравных полусаванн *A. rytilobus*. Ассимиляционный аппарат у этого вида активно работает также при широком температурном диапазоне (18—28°) и при высокой температуре.

В отличие от многих эфемеров и эфемероидов низкотравных полусаванн с зимне-весенним периодом развития астрагал морщинистоплодный более требователен к температуре и характеризуется более поздним периодом развития (вторая половина марта—первая половина мая). Широкая экологическая пластичность этого астрагала по отношению к температуре обусловливает и достаточно широкое распространение его как в широтной, так и в вертикальной зональности — от 300 до 1800 м над ур. моря.

У изученных высокогорных видов астрагала (*A. pauper*, *A. bornmullerianus*), как следует из рис. 1 и табл. 3, фотосинтетический аппарат адаптирован к низким температурам с узкой температурной зоной оптимума (от 10 до 18°). Оптимум фотосинтеза у них на протяжении вегетационного периода изменяется очень мало или почти не изменяется. Минимальная температура для фотосинтеза высокогорных видов астрагала (рис. 1) очень низкая (+1—2°), максимальная температура также невысокая: уже при 30—32° поглощение CO_2 почти полностью прекращается.

Аналогичная закономерность отношения к температуре у изученных видов астрагала получена нами и при прорастании семян; как следует из табл. 3, у высокогорных видов оптимальная зона прорастания семян неширока и лежит в области низких температур (от 4 до 13°).

Таким образом, каждый вид характеризуется своим биоклиматическим оптимумом.

На рис. 2 и в табл. 3 приводятся данные по световым кривым фотосинтеза изученных видов астрагала. Как следует из этих данных, высокогорные астрагалы, особенно ксерофитные виды, отличаются высокой потребностью в солнечной радиации. Насыщение фотосинтеза у них наступает только при 75—80 тыс. лк. И это не случайно. Исторически развиваясь в высокогорных условиях с высоким притоком солнечной радиации, растения в ходе эволюционного развития адаптировались к ней и выработали признаки, характерные для светолюбивых растений.

Таким образом, анализ эколого-физиологических особенностей фотосинтеза 8 высотнозамещающих видов астрагала Западного Памиро-Алая показывает, что высокогорные растения, в отличие от равнинных, характеризуются высокой устойчивостью к низким температурам и высокой освещенности, узкой экологической пластичностью по отношению к температуре. Эти особенности высокогорных астрагалов обусловливают сравнительно узкое их распространение.

Выводы

1. Изученные высотнозамещающие виды астрагала Западного Памиро-Алая в целом отличаются очень высокой ассимиляционной способностью. Высокогорные виды астрагала характеризуются большой степенью (высоким коэффициентом) реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в естественных условиях при низкой концентрации CO_2, что является одной из важных приспособительных особенностей растений к условиям высокогорий.

2. Биоклиматический оптимум высотнозамещающих видов астрагала находится в соответствии с условиями их произрастания. В ходе эволюционного развития ассимиляционный аппарат высокогорных растений адаптировался к низким температурам (10—17°) и к высокой освещенности, а у пустынных видов — к высокой температуре (20—37°).

3. Установлена определенная взаимосвязь между широтой шкалы температурной зависимости фотосинтеза и ареалом видов. Высокогорные виды астрагала (*A. pauper* и др.), отличающиеся узким диапазоном температурного оптимума фотосинтеза, имеют сравнительно узкий ареал.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л. (1967). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. — Глаголева Т. А. и Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях Памира. В кн.: Проблемы ботаники, 7. — Гончаров Н. Ф. и А. С. Королева. (1937). Род *Astragalus*. Флора ТаджССР, 5. — Заленский О. В. (1959). Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Заленский О. В. (1963). Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. Тр. Памирской биостанции, 1. — Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Заленский О. В., Т. П. Штанько и М. М. Пономарева. (1961). О фотосинтезе растений Центрального Казахстана. В кн.: Материалы Казахской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Логинов М. А. (1968). О световых кривых фотосинтеза *Phragmites communis*. ДАН ТаджССР, XI, 8. — Логинов М. А., Ю. С. Насыров. (1963). О фотосинтезе растений разнотравно-злаковой степи Гиссарского хребта. Темат. сб. отд. физиологии и биофизики раст. АН ТаджССР, 2. — Насыров Ю. С. (1966). Фотосинтез растений вертикальных поясов Таджикистана и пути повышения его продуктивности. Авторефер. диссерт. — Насыров Ю. С., М. А. Логинов. (1963). Потенциальный фотосинтез и коэффициент использования солнечной энергии растениями Таджикистана. Отдел физиологии и биофиз. раст. АН ТаджССР, Темат. сб. 2. — Пономарева М. М. (1960). Влияние концентрации углекислоты на интенсивность фотосинтеза. Тр. БИН АН СССР, сер. IV. Эксперимент. бот., XIV. — Семененко В. Е. (1957). Камера с нейтральным оптическим ступенчатым клином для снятия световых кривых фотосинтеза. Физиол. раст., 4, 5. — Чмора С. Н. (1966). Зависимость световых кривых фотосинтеза от внешних и внутренних факторов. Автореф. диссерт. — Čatsky L., B. Slavik. (1958). Tine neue Anwedung der CO_2 Bestimmung nach Kauko zu Assimilationmessugen. Planta, 51, 1.

(Получено 19 VIII 1969).

УДК *631.531.2 : 632.51 : 519.24/.27*

А. В. Денисова, Б. М. Миркин и Ф. М. Ханов

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЧИН АССОЦИИРОВАНИЯ СОРНЫХ КОМПОНЕНТОВ АГРОФИТОЦЕНОЗА МЕТОДОМ МЕЖВИДОВЫХ СОПРЯЖЕННОСТЕЙ

A. V. DENISOVA, B. M. MIRKIN AND F. M. KHANOV. A STATISTICAL ANALYSIS OF THE CAUSES OF THE ASSOCIATION OF WEED COMPONENTS OF AN AGROPHYTOCOENOSIS BY MEANS OF THE INTERSPECIFIC CORRELATIONS

В статье рассмотрены результаты анализа связи сорных видов и культурных компонентов агроценоза методом межвидовых сопряженностей по Коулу. Рассчитывались сопряженности сорных компонентов с пшеницей и кукурузой, а также парциальная сопряженность между сорными видами в посевах пшеницы и кукурузы. Данные получили биологическую и экологическую интерпретацию.

Изучение причин ассоциирования видов в агроценозе может быть выполнено различными способами. Один из них — это эксперимент, когда исследователь поочередно подключает или исключает из системы один или несколько факторов, отмечая происшедшие изменения в структуре. Другой — статистический анализ уже существующих посевов, каждый из которых сам по себе является экспериментом и потому при элиминации одного или нескольких факторов также способен ответить на многие вопросы. В целом ряде случаев этот метод более перспективен в силу своей репрезентативности, так как позволяет получить вывод не на нескольких делянках, а на большой совокупности. Кроме того, статистические подходы к агрофитоценозам особенно ценны ввиду стохастичности пашенной растительности. Следует вспомнить слова М. Ф. Короткого (1912), который задолго до «официального узаконивания» статистических взглядов на природу растительности писал: «... фитоценотическая связь между членами (в агрофитоценозе, — *А. Д.*, *Б. М.* и *Ф. Х.*) будет несравненно слабее, чем в диких сообществах, так же как и зависимость отдельных членов от фитотопологических условий... Состав пашенных сочетаний в большой степени случаен и еще вопрос, не больше ли он случаен, чем закономерен».

Одним из перспективных методов статистического анализа структуры фитоценозов является расчет межвидовых сопряженностей. Обзор состояния этого метода дан В. И. Василевичем (1969а, б), подчеркнувшим достоинства коэффициента Коула (Cole, 1949), имеющего фиксированные границы (от +1 до —1) и гасящего эффект различной встречаемости видов одной пары. Некоторые преимущества этого коэффициента обсуждались и авторами статьи (Миркин, Денисова, 1970).

В агрофитоценозах возможно несколько аспектов изучения межвидовых сопряженностей: а) изучение общих сопряженностей сорных компонентов; б) изучение связи сорных и культурных компонентов; в) изучение парциальных сопряженностей, т. е. уровня связи видов в пределах выборок, получаемых в посевах одного культурного растения.

В результате анализа общих сопряженностей компонентов агрофитоценозов в лаборатории геоботаники Башкирского госуниверситета была построена корреляционная матрица (Денисова, 1968), где удалось выделить 2 корреляционных плеяды, т. е. группы видов совместной встречаемости. Одна плеяда объединила виды сухих местообитаний (*Mulgedium tataricum* DC., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Stachys annua* L., *Cannabis ruderalis* Janisch., *Lathyrus tuberosus* L.), другая — виды влажных и средних по увлажненности местообитаний (*Agropyron repens* (L.) P. B., *Equisetum arvense* L., *Potentilla anserina* L., *Stachys palustris* L., *Galeopsis speciosa* Mill., *Chenopodium album* L., *Amaranthus retroflexus* L.); как эвритопы проявили себя *Sonchus arvensis* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Convolvulus arvensis* L.

В этой статье авторы ставят своей задачей проанализировать возможности 2 других аспектов применения коэффициента Коула. Исследования велись на полях, находящихся в поймах рек на территории Башкирии, занятых наиболее распространенными здесь культурами — пшеницей и кукурузой. Полученные данные показывают сопряженность основных сорняков с пшеницей и кукурузой и выявляют парциальные сопряженности. Метод изучения парциальных сопряженностей был разработан Коулом (Cole, 1957), а в нашей стране широко применялся В. И. Василевичем (1963, 1969б) для анализа сопряженностей видов в сосняке лишайниковом и на суходольном лугу.

Фактическим материалом послужила репрезентативная выборка из 1250 площадок 2×2 м,[1] заложенных на полях в поймах Башкирии. На ЭЦМ «Урал-1» после соответствующей ручной обработки перфокарт были рассчитаны сопряженности 16 наиболее распространенных сорных видов с пшеницей и кукурузой и парциальные сопряженности этих видов друг с другом под пшеницей (п-376) и под кукурузой (п-315). Результаты обработки приведены в 2 таблицах.

В табл. 1 показана сопряженность сорных и культурных компонентов на фоне встречаемости сорных видов в посевах кукурузы и пшеницы. Нетрудно видеть соответствие данных встречаемости и коэффициентов Коула, которые позволяют разделить все виды на 3 группы. Первая группа (1—6) включает виды, фактически не имеющие связи или не имеющие различий в связи с одной и другой культурой. Здесь преобладают виды-многолетники, однако есть и 1 малолетник — *Raphanus raphanistrum,* который особенно сильно засоряет почву семенами.

Вторая группа (7—13) включает сорные компоненты, которые чаще встречаются в посевах пшеницы, чем на кукурузной фазе севооборота. Здесь, понятно, преобладают малолетники, хотя есть и 2 многолетника, временно угнетаемых действием дисковых орудий (*Sonchus arvensis* и *Equisetum arvense).*

Третья группа (14—16) объединяет сорняки, которые дают вспышки встречаемости и обилия на пропашной фазе севооборота. Это гелиофиты с мощными органами вегетативного возобновления, они легче переносят обработку культиватором и хуже — затенение пологом пшеницы (по существу, это проявление фитоценотического эффекта, когда доминант — пшеница подавляет развитие некоторых сорных компонентов).

---

[1] Фактически выборка состояла из 10 000 площадок по 0.25 м, но каждые соседние 8 площадок были объединены для устранения эффекта пространственного исключения.

ТАБЛИЦА 1

Связь основных засорителей полей пшеницы и кукурузы в поймах Башкирии

Вид	Встречаемость			Сопряженность по Коулу		
	поля пшеницы	поля кукурузы	существенность разности	с пшеницей	с кукурузой	существенность разности
1. *Convolvulus arvensis* L.	0.63	0.64	0	0.04 *	0.06 *	0.26
2. *Raphanus raphanistrum* L.	0.40	0.39	0.27	0.03	0.09	0
3. *Cirsium arvense* (L.) Scop.	0.62	0.63	0.27	0.13	0.14	0.12
4. *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit.	0.16	0.18	0.69	0.07 *	0.10	0.46
5. *Stachys palustris* L.	0.24	0.23	0.31	—0.05 *	—0.11	0.66
6. *Potentilla anserina* L.	0.15	0.11	1.57	0.05 *	—0.19 *	1.79
7. *Stachys annua* L.	0.28	0.25	0.89	0.16	0.06	2.00
8. *Equisetum arvense* L.	0.55	0.30	6.86	0.16	—0.35	7.96
9. *Chenopodium album* L.	0.63	0.42	6.87	0.06 *	—0.30	7.34
10. *Cannabis ruderalis* Janisch.	0.25	0.13	4.09	0.27	—0.11 *	2.92
11. *Amaranthus retroflexus* L.	0.18	0.10	3.07	0.009 *	—0.41	4.27
12. *Galeopsis speciosa* Mill.	0.20	0.12	2.94	0.03 *	—0.33	3.24
13. *Sonchus arvensis* L.	0.75	0.67	2.31	0.30	0.09 *	2.28
14. *Agropyron repens* (L.) P. B.	0.07	0.24	6.18	—0.57	0.17	6.66
15. *Lathyrus tuberosus* L.	0.13	0.26	4.31	—0.15 *	0.26	3.69
16. *Mulgedium tataricum* DC.	0.05	0.10	2.46	—0.06 *	0.27	1.71

Примечание. Здесь и далее в таблицах звездочкой указаны недостоверные связи.

В целом же нетрудно заметить, что связи сорных видов и культурных доминантов очень слабые, что вполне понятно: флористический состав агроценозов устойчив и определяется экотопом (Станцявичус, 1958), а колебания встречаемости и обилия сорных компонентов в фазах ротации севооборота — это лишь флюктуации. Подземные органы молокана или пырея не могут иметь различий в сопряженности с пшеницей или кукурузой, поскольку срок их жизни превышает длительность одной или другой фазы севооборота. Более того, даже под кукурузой в почве всегда много семян малолетников, и потому мы можем считать сопряженности культурного доминанта и сорных видов, когда последние учтены только по надземным органам, «ложными».

В результате расчета парциальных сопряженностей для выборок полей пшеницы и кукурузы было получено 120 пар, которые были объединены в следующие группы:

1. Парциальные сопряженности равны (разность недостоверна) — 48 случаев:

а) связи положительные достоверны в обоих или в одном случае — 23 пары;

б) связи отрицательные достоверны в обоих или в одном случае — 25 пар.

2. Сопряженность достоверно выше под пшеницей — 21 пара:

а) связи под пшеницей положительны, под кукурузой отрицательны — 11 пар;

б) связи положительны в обоих случаях — 8 пар;

в) связи отрицательны в обоих случаях — 2 пары.

3. Сопряженность достоверно выше под кукурузой — 13 пар:

а) связи под пшеницей отрицательны, под кукурузой положительны — 11 пар;

б) связи положительны в обоих случаях — 1 пара;

в) связи отрицательны в обоих случаях — 1 пара.

4. Сопряженность в обоих случаях недостоверно отличается от нуля — 38 пар.

Объем сообщения не позволяет нам привести все данные полностью, поэтому в табл. 2 приведены в качестве примера только по 10 пар для каждой группы.

ТАБЛИЦА 2

Парциальная сопряженность основных сорных компонентов полей в поймах Башкирии

Пары видов	Парциальная сопряженность		Существенность разности (*t*)
	под пшеницей	под кукурузой	
1. *Euphorbia virgata — Mulgedium tataricum*	0.52 *	0.51	0.08
2. *Amaranthus retroflexus — Chenopodium album*	0.63	0.41	1.07
3. *Chenopodium album — Galeopsis speciosa*	0.56	0.47	0.47
4. *Chenopodium album — Potentilla anserina*	0.52	0.39	0.61
5. *Lathyrus tuberosus — Raphanus raphanistrum*	0.40	0.58	1.32
6. *Stachys palustris — Galeopsis speciosa*	0.38	0.34	0.40
7. *Sonchus arvensis — Stachys annua*	0.51	0.44	0.35
8. *Raphanus raphanistrum — Stachys annua*	0.62	0.44	1.76
9. *Cirsium arvense — Galeopsis speciosa*	0.64	0.25 *	1.62
10. *Convolvulus arvensis — Euphorbia virgata*	0.27 *	0.65	1.72
11. *Agropyron repens — Stachys annua*	—0.86	—0.73	0.37
12. *Raphanus raphanistrum — Potentilla anserina*	—0.51	—0.70	0.76
13. *Euphorbia virgata — Potentilla anserina*	—0.66	—1.00	0.75
14. *Cannabis ruderalis — Potentilla anserina*	—0.49	—1.00	1.09
15. *Stachys annua — Potentilla anserina*	—0.62	—1.00	1.10
16. *Lathyrus tuberosus — Galeopsis speciosa*	—0.68	—0.51	0.45
17. *Agropyron repens — Amaranthus retroflexus*	—0.56	—0.74	0.35
18. *Agropyron repens — Mulgedium tataricum*	—1.00 *	—1.00	0.00
19. *Cannabis ruderalis — Galeopsis speciosa*	—0.39	—0.23	0.38
20. *Chenopodium album — Mulgedium tataricum*	—0.13 *	—0.48	1.33
21. *Convolvulus arvensis — Mulgedium tataricum*	0.46 *	0.39 *	0.19
22. *Equisetum arvense — Potentilla anserina*	0.21 *	0.07 *	0.78
23. *Convolvulus arvensis — Galeopsis speciosa*	—0.02 *	0.36 *	1.76
24. *Agropyron repens — Chenopodium album*	0.48 *	0.09 *	1.46
25. *Cirsium arvense — Raphanus raphanistrum*	0.08 *	0.16 *	0.66
26. *Agropyron repens — Convolvulus arvensis*	—0.15 *	—0.02 *	0.83
27. *Amaranthus retroflexus — Stachys palustris*	—0.06 *	—0.17 *	0.56
28. *Cirsium arvense — Potentilla anserina*	0.05 *	—0.11 *	0.77
29. *Convolvulus arvensis — Stachys annua*	—0.02 *	0.20 *	1.53
30. *Raphanus raphanistrum — Stachys palustris*	—0.20 *	—0 11 *	0.48
31. *Chenopodium album — Stachys palustris*	0.64	0.32	2.13
32. *Equisetum arvense — Stachys palustris*	0.73	0.19	4.42
33. *Euphorbia virgata — Raphanus raphanistrum*	0.48	0.09 *	2.76
34. *Euphorbia virgata — Stachys annua*	0.51	0.24	2.75
35. *Mulgedium tataricum — Cannabis ruderalis*	0.54	0.13 *	2.94
36. *Mulgedium tataricum — Stachys annua*	0.58	0.05 *	3.11
37. *Raphanus raphanistrum — Cannabis ruderalis*	0.59	0.02 *	4.08
38. *Chenopodium album — Cirsium arvense*	0.93	—0.13	13.50
39. *Euphorbia virgata — Sonchus arvensis*	0.53	—0.02 *	2.55
40. *Cannabis ruderalis — Stachys annua*	0.64	0.12 *	5.20
41. *Amaranthus retroflexus — Raphanus raphanistrum*	—0.43	0.59	5.15
42. *Amaranthus retroflexus — Stachys annua*	—0.30 *	0.55	4.12
43. *Convolvulus arvensis — Potentilla anserina*	—0.44	0.51	3.95
44. *Lathyrus tuberosus — Stachys annua*	0.29	0.58	2.60
45. *Agropyron repens — Stachys palustris*	—1.00	0.16	3.51
46. *Euphorbia virgata — Galeopsis speciosa*	—0.66	0.03 *	2.76
47. *Chenopodium album — Lathyrus tuberosus*	—0.43	0.06 *	3.82
48. *Chenopodium album — Stachys annua*	—0.16	0.15 *	3.10
49. *Equisetum arvense — Mulgedium tataricum*	—0 001*	—1.00	3.16
50. *Lathyrus tuberosus — Potentilla anserina*	—0.14 *	—1.00	2.01

Пары видов с 1 по 10 характеризуются постоянно положительными связями. Сохранение связи в парах 1, 2, 8 свидетельствует о сходной биологии, о сходном отношении к исходному экотопическому комплексу условий и системе использования. Сравнивая данные этой таблицы с табл. 1, можем подчеркнуть, что они в основном совпадают, хотя в ряде случаев (4—6, 8) в одну пару попали виды, один из которых «нейтрален», а другой относится либо к числу «пшеничных», либо к числу «кукурузных». Это нетрудно объяснить условностью доверительной границы 95% уровня оценки существенности разности. При t ниже 1.96 мы часто можем видеть тенденции, при t выше 1.96 превышение критерия над граничными в ряде случаев незначительно.

Пары видов 11—20 показывают постоянно отрицательные связи. Во всех случаях это пары видов с разной экологией (11—15) или разным отношением к культуре (16, 17, 20), хотя отношение к культуре может быть и идентичным (пары 12, 13, 18, 19). Видимо, в этом случае различия экологии действуют сильнее, чем факторы, связанные с возделыванием культурного растения.

Пары видов 21—30 иллюстрируют отсутствие достоверных парциальных сопряженностей (в ряде случаев общие сопряженности были достоверны в силу резкого возрастания числа повторностей). Эти пары видов включают сорные компоненты, различия биологических и экологических видов которых либо несущественны, либо взаимно гасятся («отталкивание» по факторам среды компенсируется «притяжением» системой обработки почвы и фитоценотическим эффектом культурного доминанта или наоборот). Это также многочисленный случай (38 пар).

Случаи 31—40 объединили пары видов, которые усиливают связь на яровой фазе севооборота и ослабляют этот показатель на пропашной в результате выпахивания одного из компонентов.

Разность сопряженностей под пшеницей и кукурузой можно рассматривать как своего рода показатель различий в отношении видов к действию пропашных орудий. Наиболее существенная разница сопряженностей у пар, состоящих из «пшеничного» и «кукурузного» видов (35, 36) или у «пшеничных» видов и «нейтралов» (31, 32, 34, 37, 38, 39). Лишь в 2 случаях (33, 40) оба вида относятся к одной и той же группе «нейтральной» и «пшеничной».

В целом же преобладают случаи, когда низкие положительные или отрицательные недостоверные связи под кукурузой переходят в достоверно положительные высокие связи под пшеницей.

Все данные хорошо коррелируют с результатами изучения отношения сорных видов к культуре, которые приведены в табл. 1.

Пары видов 41—50 характеризуются усилением связи на пропашной фазе севооборота. Эта группа самая немногочисленная и включает всего 13 пар, 10 из которых приведены в табл. 2.

Можно видеть, что в большинстве случаев 1 из парциальных коэффициентов недостоверен, что делает сравнение показателей связи (даже при использовании критерия t) несколько рискованным. Следовало ожидать, что в число видов этой группы войдут только пары, объединяющие «кукурузные» или «кукурузные» и «нейтральные» виды. В случаях 44, 45, 47, 49, 50 мы действительно имеем такие пары. Повышение сопряженности таких видов в посевах кукурузы легко объяснить: система обработки почвы и условия жизни в посеве «притягивают» оба вида или хотя бы один из видов, в то время как другой не меняет встречаемости в ходе ротации севооборота. Пары видов 41, 42, 43, 46, 48 включают «нейтральные» и «пшеничные» виды и должны рассматриваться как своего рода ортофакты, связанные с недостатками в системе обработки почвы на пропашной фазе. Это «сопряженность огрехов».

Заканчивая рассмотрение табл. 2, нужно подчеркнуть, что различия парциальных сопряженностей, вскрытых в агрофитоценозах, на много существенней, чем в аналогичных индексах, которые получены при анализе естественной травянистой растительности В. И. Василевичем. Это служит доказательством высокой значимости культуры для распределения надземных частей растений в каждый конкретный период времени. Но не следует переоценивать непосредственного влияния культурного доминанта и учитывать, что значительно бо́льшую роль играет комплекс агротехнических мероприятий, сопутствующих его выращиванию. Кроме того, как указывалось, эти сопряженности «ложные», так как подземные органы сорняков-многолетников и семена однолетников, видимо, не имеют различий в сопряженности под разными культурами и отражают свойства экотопов и общий уровень агротехники.

В целом же расчет сопряженностей культурных доминантов и сорных видов, как и метод парциальных сопряженностей, дает, с нашей точки зрения, очень хорошие результаты и позволяет проследить влияние 2 факторов ассоциирования сорных компонентов: исходных экотопических свойств среды и воздействия культурного доминанта с сопутствующим ему комплексом агротехнических мероприятий. Весьма ценным будет повторение подобной работы в условиях другого района.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1963). Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза. ДАН СССР, 148, 1. — Василевич В. И. (1969а). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1969б). Исследование структуры лугового сообщества с помощью межвидовых сопряженностей. В сб.: Проблемы ботаники, II. — Денисова А. В. (1968). Опыт изучения сопряженности видов в агроценозах. В сб.: Растительность пойм Башкирии. — Короткий М. Ф. (1912). Пашенная растительность в отношении сообществ. — Миркин Б. М., А. В. Денисова. (1970). Случай неправильного использования формулы Чупрова и Бравэ для расчета межвидовой сопряженности. Бот. журн., 9. — Станцявичус А. С. (1958). Растительность посевов Литовской ССР. Автореф. диссерт. — Cole La Mont C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4. — Cole La Mont C. (1957). The measurent of partial interspecific association. Ecology, 38, 2.

Башкирский
государственный университет,
Уфа.

(Получено 29 X 1969).

УДК 581.14+581.543 : 582.628.2 (470.23)

И. В. Чумак

РИТМ РОСТА И ПОКОЯ ВИДОВ *JUGLANS* L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ЛЕНИНГРАДЕ

С 1 рисунком

I. V. CHUMAK. ON THE RHYTHM OF GROWTH AND DORMANCY IN THE SPECIES OF JUGLANS INTRODUCED IN LENINGRAD

В работе приводятся результаты изучения ритмики роста и состояния покоя у трех видов рода *Juglans* в связи с их зимостойкостью. В ходе исследований установлено, что видимый рост у зимостойких видов *J. manchurica* и *J. cinerea* начинается раньше (в конце апреля—начале мая), чем у менее зимостойкого — *J. regia* (середина—конец мая). Интенсивный рост у первых наблюдается в более ранний период вегетации, чем у незимостойких.

Ритмичность является одной из основных черт ростовых процессов у растений; ей посвящены исследования многих авторов (Клебс, 1905; Малеев, 1933; Аврорин, 1947, 1953, 1956; Серебряков, 1947, 1962; Келлер, 1948; Базилевская, 1950; Коновалов, 1953, 1963; Сабинин, 1957, 1963; Озол и Хорьков, 1958; Сергеев, 1960, и др.). Работами этих и других исследователей установлено, что ритмы роста и покоя у растений изменяются при интродукции под влиянием новых условий существования.

Экспериментальный материал, накопленный многими ботаниками при изучении интродукции разнообразных видов, указывает на тесную связь между ритмом роста и зимостойкостью растений. С целью выявления этой связи на протяжении трех лет нами проводилось сравнительное изучение ритма роста побегов и фенологических фаз в связи с зимостойкостью у трех видов *Juglans*, интродуцированных в Ленинграде — *J. manchurica* Maxim., *J. cinerea* L., *J. regia* L.

В качестве зимостойких растений были использованы модельные деревья манчжурского и серого орехов, а в качестве незимостойких — деревья грецкого ореха, произрастающего в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Возраст деревьев всех видов 18 лет.

Фенологические наблюдения проводились по методике С. Я. Соколова (1952). Ритм роста побегов растений изучался путем измерения их прироста через каждые 5 дней. На каждом дереве учитывалось 10 побегов в средней части кроны. Началом роста побегов мы условно считали время раскрывания почек.

Данные фенологических наблюдений (табл. 1) показывают, что раскрывание почек у манчжурского и серого орехов происходит раньше (конец апреля—начало мая), чем у слабозимостойкого грецкого ореха (вторая половина—конец мая).

ТАБЛИЦА 1

Сроки раскрывания почек у видов *Juglans* L.

Годы наблюдений	*J. manchurica*	*J. cinerea*	*J. regia*
1966	5 V	10 V	30 V
1967	27 IV	4 V	20 V
1968	29 IV	—	22 V

Весной 1966 г. (после суровой зимы) раскрывание почек у грецкого ореха началось на 20 дней позже, чем у серого, и на 25 дней позже, чем у манчжурского. В последующие годы разница во времени раскрывания почек между растениями зимостойких видов ореха и слабозимостойкого грецкого ореха составляла 16—23 дня. Весной 1967 г. раскрывание почек у всех растений изученных нами видов протекало раньше по сравнению с 1966 годом: у манчжурского ореха — на 8 дней, у серого — на 6, у грецкого — на 10 дней. Это, очевидно, связано с характером подъема температуры с конца марта 1967 г. (апрель был теплый), что, вероятно, способствовало интенсификации физиологических процессов в почках. Таким образом, раскрывание почек у зимостойких видов происходило раньше, чем у слабозимостойкого.

Цветение у всех видов рода *Juglans* начинается одновременно с распусканием листьев. Полное цветение манчжурского и серого орехов в годы наблюдений отмечено с 27 мая по 6 июня у мужских цветков и 3—14 июня — у женских. Что касается грецкого ореха, то после зимы 1965/66 г. он не цвел. В последующий год у него было мало цветков. В 1968 г. грецкий орех цвел более интенсивно. Полное цветение его было отмечено около 15 июня у мужских цветков и 25 июня у женских. Созревание плодов у манчжурского и серого орехов имело место во второй половине сентября—начале октября. Опадение плодов у них происходило одновременно с листопадом. У грецкого ореха плоды созревали во второй половине октября и оставались на деревьях даже после листопада.

Существенные различия наблюдались также в подготовке растений к зиме. Так, осеннее окрашивание листьев и листопад у изученных нами видов происходили в различные сроки (табл. 2).

Как видно из табл. 2, у серого ореха осеннее окрашивание листьев начинается на 15 дней, а у манчжурского на 31—42 дня раньше, чем у грецкого. Это свидетельствует, очевидно, о том, что разрушение хлорофилла в листьях зимостойких видов начинается значительно раньше, чем у незимостойких.

По данным 1966 г., разница в наступлении листопада между серым и грецким орехами — 19 дней. Примерно то же наблюдалось и в последующие годы. Продолжительность листопада у манчжурского ореха составляет 10—15 дней, у серого — 21—24 дня. У грецкого ореха полный листопад наступает только после первых заморозков; листья в это время не достигают фазы полного пожелтения.

Ритмы роста однолетних побегов видов *Juglans* представлены на рисунке. Манчжурский и серый орехи по ритму роста годичных побегов заметно отличаются от грецкого. В 1966 г. начало роста побегов у ман-

ТАБЛИЦА 2

Сроки наступления осеннего окрашивания листьев и листопад у видов *Juglans* L. в Ленинграде

Виды	Годы наблюдений	Осенняя окраска листьев		Листопад	
		начало	массовая	начало	полный
J. manchurica	1966	25 VIII	10 IX	5 IX	15 IX
	1967	24 VIII	30 VIII	15 IX	28 IX
	1968	15 VIII	1 IX	20 IX	25 IX
J. cinerea	1966	12 IX	5 X	16 IX	7 X
	1967	11 IX	11 X	17 IX	10 X
J. regia	1966	25 IX	5 X[1]	5 X	17 X[2]
	1967	30 IX	11 X	5 X	15 X
	1968	30 IX	10 X	3 X	14 X

---

[1] Массовая окраска листьев не появилась.

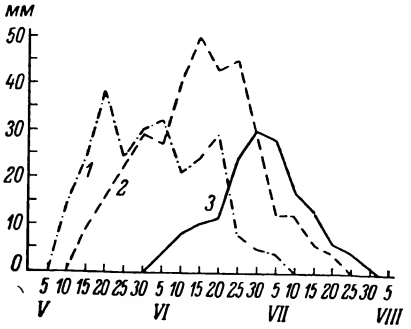
[2] Полный листопад произошел после первых заморозков.

чжурского ореха отмечено 5 мая (см. рисунок, табл. 3). Для этого вида характерен интенсивный рост побегов в первой половине вегетационного периода (вторая половина мая — первая половина июня) с максимумом 20 мая. Это на 20 дней раньше, чем у серого ореха, и на 40 дней раньше, чем у грецкого ореха.

У манчжурского ореха интенсивный рост побегов продолжается до 20-х чисел июня, после чего начинается ослабление роста, и в первой или второй декаде июля наступает его окончание.

Прирост побегов у данного вида длится 68—78 дней (табл. 3).

У серого ореха видимый рост начинается на 5—8 дней позже, чем у манчжурского. В 1966 г. он был обнаружен 10 мая, а в 1967-м — 4 мая. По сравнению с грецким орехом у серого рост начинается на 16—20 дней раньше. Энергичный рост годичных побегов у серого ореха смещен на более поздний срок по сравнению с манчжурским и достигает максимума примерно к 20 июня (см. рисунок). По данным 1966—1967 гг., интенсивный рост побегов у растений данного вида продолжается до начала июля и оканчивается 22—25 июля. Продолжительность роста у серого ореха составляет 76—79 дней (табл. 3).



Динамика прироста побегов у видов рода *Juglans* L. за вегетационный период 1966 г.

1 — манчжурский орех; *2* — серый орех; *3* — грецкий орех.

У грецкого ореха видимый рост побегов начинается на 22—25 дней позже, чем у манчжурского, и на 16—20 дней позже, чем у серого. Для грецкого ореха характерно то, что весной рост его идет медленно. По данным 1967 г., и в первые 10 дней прирост у него составил всего лишь 0.6 см, а у манчжурского — 1.4 см, т. е. рост грецкого ореха в начале вегетации протекает значительно медленнее, чем у манчжурского (см. рисунок).

По данным 1966—1967 гг., максимальный прирост у грецкого ореха отмечен в конце июня, а окончание роста — 27—30 июля (табл. 3).

Прирост побегов у грецкого ореха происходит по одновершинной кривой.

Многовершинность кривой роста побегов у манчжурского и серого орехов отмечалась во все годы наблюдения; возможно, что эта особенность у указанных видов выработалась в процессе их эволюции. Однако у этих видов наблюдались некоторые смещения во времени периода

ТАБЛИЦА 3

Период роста побегов у видов *Juglans* в Ленинграде

Виды	Год наблюдений	Рост		Продолжительность роста (в днях)
		начало	конец	
J. manchurica	1966	5 V	11 VII	68
	1967	27 IV	12 VII	74
	1968	29 IV	15 VII	78
J. cinerea	1966	10 V	24 VII	76
	1967	4 V	22 VII	79
J. regia	1966	30 V	30 VII	61
	1967	20 V	30 VII	71
	1968	17 V	27 VII	64

максимального роста побегов по годам. По-видимому, это связано с колебаниями метеорологических факторов. Что же касается одновершинности кривой роста годичных побегов у грецкого ореха, то, видимо, это объясняется угнетающим действием суровых для этого теплолюбивого растения условий существования в Ленинграде.

Наблюдения велись также за сроками впадения растений *Juglans* в состояние глубокого покоя, за его продолжительностью и сроками выхода из этого состояния.

Время наступления покоя условно определялось по пожелтению листьев и следующему затем листопаду. Для определения сроков выхода растений из состояния глубокого покоя была использована обычная методика: на протяжении осенне-зимнего периода срезанные побеги ставились в банки с водой при комнатной температуре (18—20°) для наблюдения за распусканием почек.

Зимой, в дни с сильными морозами, срезанные побеги предварительно выдерживались в холодной комнате один день, где температура воздуха была около нуля. После этого банки с помещенными в них побегами переносились на один день в комнату с температурой воздуха 5—8°, а на третий день ставились в помещение с оптимальной температурой 18—20°. Перемещение сосудов с побегами в разные температурные условия способствовало постепенному таянию льда в межклетниках и предотвращало отмирание клеток (при переносе побегов с мороза прямо в теплое помещение они чернеют и погибают).

В результате исследования выявлено, что манчжурский орех вступает в состояние покоя первым (в конце сентября), за ним следует серый орех; последним вступает в период покоя грецкий орех (во второй половине октября). Таким образом, более зимостойкие виды впадают в состояние покоя раньше.

Изученные нами виды отличаются также и по срокам выхода из состояния глубокого покоя (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Сроки выхода растений рода *Juglans* L. из состояния глубокого покоя

Годы наблюдений	*J. manchurica*	*J. cinerea*	*J. regia*
1966—1967	5—10 XII	10—15 I	5—10 II
1967—1968	1—5 I	1—10 II	20—25 II

Раньше всего прекращается глубокий покой у манчжурского ореха. позже всего — у грецкого ореха; серый орех занимает промежуточное положение.

Однако продолжительность глубокого покоя у одного и того же вида в разные годы варьирует. По-видимому, одним из факторов, который обусловливает эти различия, является изменение погодных условий и в первую очередь температуры воздуха и количества осадков. Так, в зимний период 1967/68 г. растения видов *Juglans* вышли из состояния глубокого покоя почти на месяц позже, чем в 1966/67 г. Осень в Ленинграде в 1967 г. была теплой и дождливой. Снижение температуры до отрицательных величин в этом году наступило только 24 ноября. Таким образом, мы не обнаружили прямой связи между зимостойкостью и длительностью глубокого покоя.

Выводы

1. Зимостойкие и незимостойкие виды рода *Juglans* отличаются друг от друга по ритму роста и покоя.

2. Раскрывание почек у зимостойких видов манчжурского и серого орехов происходит раньше и в более короткий срок, чем у менее зимостойкого грецкого ореха.

3. У самого зимостойкого — манчжурского ореха интенсивный рост приходится на первую половину вегетационного периода. У менее зимостойкого грецкого ореха интенсивный прирост приходится на более теплый период лета. Манчжурский и серый орехи заканчивают рост раньше, чем грецкий орех.

4. Осеннее окрашивание листьев и листопад у манчжурского ореха наступают значительно раньше, чем у грецкого; серый орех занимает промежуточное положение. У зимостойких видов (особенно у манчжурского ореха) в годы наших наблюдений переход в состояние покоя происходил раньше, чем у незимостойкого (грецкого ореха). Однако прямой связи между зимостойкостью и длительностью глубокого покоя не обнаружено.

5. Результаты настоящих исследований свидетельствуют о наличии некоторой связи между протеканием фенологических фаз (раскрывание почек, ритм роста, цветение, созревание плодов, осенняя окраска листьев, листопад) у видов *Juglans* и их зимостойкостью.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1947). Географическая закономерность интродукции растений в Полярном ботаническом саду. ДАН СССР, 55, 5. — Аврорин Н. А. (1953). Материалы совещания представителей ботанических садов. Бюлл. Главн. бот. сада, 15. — Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на Полярный север. — Базилевская Н. А. (1950). Ритм развития и акклиматизация травянистых растений. В сб.: Растение и среда, 2. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Клебс Г. (1905). Произвольные изменения растительных форм. — Коновалов И. Н. (1953). О приспособительном изменении ритма роста шелковицы и катальпы при акклиматизации. ДАН СССР, 88, 7. — Коновалов И. Н. (1963). Физиология интродуцированных растений. — Малеев В. П. (1933). Теоретические основы акклиматизации. — Озол А. М. и Е. И. Хорьков. (1958). Грецкий орех, его интродукция и акклиматизация. — Сабинин Д. А. (1957). О ритмичности строения и роста растений. Бот. журн., 42, 7. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Сергеев Л. И. (1960). Особенности годичного цикла и зимостойкость деревьев и кустарников. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Соколов С. Я. (1952). Краткая программа и методика экспедиций ботанических садов. Тр. БИН АН СССР, сер. Интродукция и зелен. строительство, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 II 1969).

УДК 581.48 : 633.854.78

Т. А. Перестова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРИКАРПИЯ СЕМЯНОК ДИКИХ ВИДОВ *HELIANTHUS*

С 3 рисунками

T. A. PERESTOVA. A MORPHOLOGO-ANATOMICAL CHARACTERIZATION OF ACHENES OF WILD SPECIES OF *HELIANTHUS*

При значительном разнообразии семянок по морфологическим признакам их перикарпий имеет типичное анатомическое строение.

Все виды *Helianthus* имеют на границе гиподермы и склеренхимного слоя четко локализированный фитомелановый слой толщиной до 35 μ. Несмотря на небольшую толщину перикарпия (не более 80 μ), лузжистость всех исследованных видов в 1.5—2.0 раза больше лузжистости культурных форм подсолнечника.

Вид *H. argophyllus* (диплоид-однолетник, $2n=34$) по анатомическому строению перикарпия наиболее близок к культурному подсолнечнику *H. annuus* L.

Плод сложноцветных, семянка, относится к числу одногнездных, односеменных нераскрывающихся плодов с твердым сухим околоплодником (Александров и Савченко, 1951).

Одной из первых работ, в которой можно найти обстоятельные для своего времени данные по морфологии и анатомии семянки, является труд Гарца «Сельскохозяйственное семеноводство» (Harz, 1885). Гарц делит подсолнечники на 16 форм по размерам семянок и отношению длины к ширине, используя и другие морфологические признаки. В разделе анатомии плода Гарц приводит общее описание околоплодника и семени, не останавливаясь на особенностях отдельных форм.

Из более поздних работ по строению семянок сложноцветных вообще и рода *Helianthus*, в частности, можно указать работы Ханаусека (Hanausek, 1902, 1911) и Даферта и Миклаутца (Dafert u. Miklautz, 1911). Исследуя перикарпий семянок сложноцветных, они изучили и объяснили образование «панцирного» слоя (Карзин, 1902) гумификацией ряда клеток, лежащих между гиподермой и склеренхимой. Фитомелан, образующий указанный слой, по своему химическому составу представляет собой сложный углевод с содержанием углерода около 70%.

Имеется ряд исследований по морфологии и анатомии семянок культурного подсолнечника (Щепкина, 1934; Безрученко, 1939; Нассонов, 1940; Ильина, 1953; Безбородова, 1963).

Наряду с селекцией культурного подсолнечника, получившей широкое развитие благодаря трудам акад. В. С. Пустовойта (1967), во Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных культур с 1955 г. была начата работа по межвидовой гибридизации и селекции подсолнечника на групповой иммунитет (Жуковский, 1964; Г. В. Пустовойт, 1966).

Настоящей работой предполагается восполнить пробел в изучении анатомии и морфологии семянок *Helianthus* и показать те хозяйственно-полезные морфолого-анатомические признаки, которые могут быть использованы в селекции для получения высокоурожайных и высокомасличных межвидовых гибридов подсолнечника, обладающих групповым иммунитетом. С этой целью в лаборатории семеноведения ВНИИМК были проанализированы образцы коллекции семянок диких видов рода *Helianthus*, собранные Г. В. Пустовойт, сделано их описание, определены абсолютный вес, линейные размеры, лузжистость и удельный вес спелых семянок. Все анализы проведены по стандартным методикам. Основным в исследовании было сравнительное изучение анатомического строения перикарпия семянок.

Для получения срезов материал выдерживали в смягчающей смеси (глицерин—спирт—вода, 1 : 1 : 1), затем после проводки через спирты повышающейся концентрации и бензол кусочки перикарпия парафинировались. Срезы толщиной до 40 μ изготовлялись на микротоме. Дальнейшая обработка срезов — их наклейка на предметное стекло, освобождение от парафина, окраска и заклейка в канадский бальзам, проводились по методике, разработанной применительно к нашим объектам. Готовые срезы изучались с помощью микроскопа МБИ-3, зарисовка объектов проводилась с помощью рисовального аппарата РА-4. С помощью объект-микрометра были измерены основные параметры составных частей перикарпия.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика спелых семянок некоторых видов рода *Helianthus*

Вид	Абсолютный вес семянок (в г)	Размеры семянок (в мм)			Индекс семянок
		длина	ширина	толщина	
		M ± *m*	*M* ± *m*	*M* ± *m*	
H. lenticularis	15.5	6.1 ±0.1	3.0 ±0.1	1.9 ±0.0	2.3
H. laetiflorus	8.8	6.2 ±0.1	3.4 ±0.0	2.2 ±0.0	1.8
H. macrophyllus	7.0	4.8 ±0.1	2.6 ±0.0	1.6 ±0.0	1.8
H. giganteus	6.3	4.1 ±0.0	1.7 ±0.0	1.3 ±0.0	2.4
H. argophyllus	5.9	5.2 ±0.1	2.4 ±0.0	1.3 ±0.0	2.2
H. tuberosus	4.5	5.4 ±0.1	2.2 ±0.0	1.7 ±0.0	2.5
H. mollis	4.5	4.0 ±0.1	1.8 ±0.0	1.3 ±0.0	2.2
H. argialis	3.9	4.1 ±0.0	1.9 ±0.0	1.1 ±0.0	2.2
H. rigidus	3.3	4.9 ±0.1	2.2 ±0.0	1.4 ±0.0	2.2
H. scaberrimus	3.0	5.8 ±0.0	2.7 ±0.0	1.7 ±0.0	2.2
H. tracheliflorus	2.9	4.7 ±0.0	1.6 ±0.0	1.1 ±0.0	2.9
H. multiflorus	2.9	4.5 ±0.0	1.7 ±0.0	1.1 ±0.0	2.6
H. grosse-serratus	2.4	3.9 ±0.1	1.5 ±0.0	1.1 ±0.0	2.6
H. annuus, ВНИИМК-8931	61.1	11.3 ±0.1	5.4 ±0.1	3.6 ±0.1	2.1

Примечание. *M* — средняя арифметическая величина, *m* — ошибка средней арифметической величины, индекс — отношение длины семянки к ее ширине.

Семянки всех изученных видов подсолнечника резко отличаются от семянок культурного не только своими малыми размерами, но и по окраске перикарпия. Основным признаком является крапчатость, пятнистость окраски и большей частью серо-коричневый оттенок перикарпия, в то время как семянки культурного подсолнечника серо-черные со слабо или ярко выраженной полосатостью.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика спелых семянок некоторых видов рода *Helianthus*

Вид	Лузжистость (в %)	Вес (в г) 1 см³			Выполненность емянок (в %)
		семянок	околоплодника	семян	
H. petiolaris	43.7	1.365	1.598	1.275	93.8
H. lenticularis	42.6	1.083	1.159	1.139	86.5
H. argialis	41.5	1.087	1.439	1.018	80.0
H. tuberosus	39.2	0.883	1.179	1.238	61.4
H. debilis	38.2	1.046	1.376	1.132	71.5
H. mollis	35.9	1.065	1.053	1.344	71.4
H. rigidus	33.0	1.080	1.306	1.172	75.0
H. giganteus	33.0	1.096	1.139	1.507	75.0
H. divaricatus	31.4	1.136	1.218	1.281	82.2
H. maximiliani	30.9	1.130	1.042	1.146	100.0
H. grosse-serratus	30.6	1.185	1.140	1.355	80.0
H. annuus, ВНИИМК-8931	19.4	0.695	0.513	1.040	80.0

Из данных, приведенных в табл. 1 и 2, видно, что семянки многих видов рода *Helianthus* отличаются друг от друга и по абсолютному весу, и по линейным размерам. Семянки *H. petiolaris*, *H. lenticularis*, *H. argialis* имеют самую высокую лузжистость (41.5—43.7%), *H. tuberosus*, *H. debilis*, *H. mollis* немного меньшую (35.9—39.2%). У остальных видов лузжистость еще меньше, но не ниже 30.6%. Таким образом, у всех исследованных видов лузжистость оказалась в 1.5—2.0 раза больше, чем у культурных селекционных сортов. Вес 1 см^3 семянок у всех образцов, за исключением *H. tuberosus* (0.883 г/см^3), превышал 1.000 г, чего не наблюдается ни у одного образца культурного подсолнечника *H. annuus*. Вес 1 см^3 семян достигает 1.507 г, а у культурного подсолнечника не превышает 1.116 г. Это говорит об определенных различиях в химическом составе семян диких и культурных форм рода *Helianthus*. Кроме этого, по данным, полученным в лаборатории подсолнечника ВНИИМК (Пустовойт, 1966), семянки диких видов имеют такие полезные качества, как высокая натура и стопроцентная панцирность (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Натура и панцирность некоторых видов рода *Helianthus*

Вид	Натура (в г/л)	Панцирность (в %)
H. demmovi	460.0	0
H. tuberosus	532.9	100
H. scaberrimus	628.7	100
H. rigidus	643.4	100
H. lenticularis	646.1	100
H. argialis	704.3	100
H. annuus, ВНИИМК-8931	426.2	100

Наличие достаточно толстого фитомеланового слоя, обусловливающего панцирность семянок и представляющего препятствие для проникновения в семянку гусениц подсолнечной моли (Homoeosoma nebulella Hb.), было подтверждено нашими анатомическими исследованиями.

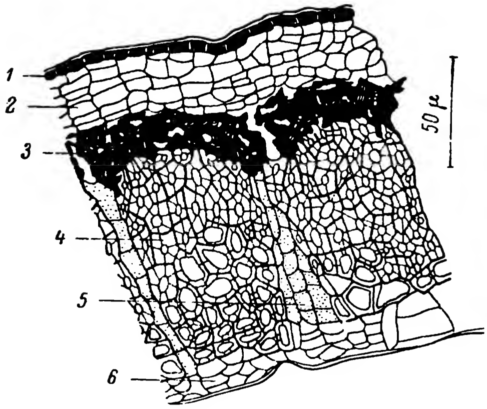


Рис. 1. *H. argophyllus* — диплоид-однолетник, поперечный срез перикарпия семянки.

1 — эпидермис с кутикулой; 2 — гиподерма; 3 — фитомеланoвый слой; 4 — склеренхимные клетки; 5 — паренхимные лучи, пронизывающие склеренхиму; 6 — тонкостенные паренхимные клетки.

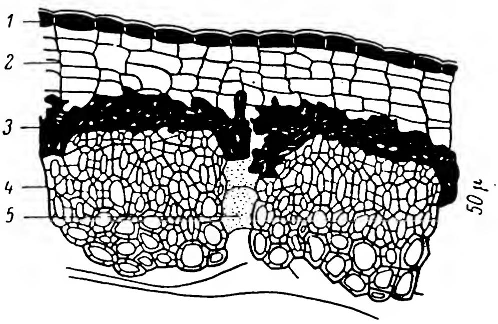


Рис. 2. *H. rigidus* — гексаплоид-многолетник, поперечный срез перикарпия семянки.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Далее мы подразделили виды *Helianthus* по их плоидности. *H. argophyllus* (рис. 1) — диплоид-однолетник (2n=34); по анатомическому строению перикарпия он наиболее близок к культурным формам.

H. grosse-serratus, *H. tracheliflorus*, *H. multiflorus*, *H. giganteus*, *H. mollis*, *H. argialis* — диплоиды-многолетники ($2n=34$). Анатомическое строение их весьма сходное, характерны шаровидные скопления склеренхимы.

разделенной паренхимными лучами, и мощная гиподерма. *H. laetiflorus*, *H. scaberrimus* — тетраплоиды-многолетники ($2n=68$); *H. macrophyllus*, *H. tuberosus* и *H. rigidus* (рис. 2) — гексаплоиды ($2n=102$).

На поперечных срезах перикарпия семянок всех исследованных видов *Helianthus* была обнаружена типичная картина: четкое разграничение тканей, составляющих перикарпий, локализация фитомеланового слоя, наличие паренхимных лучей. Эпидермальные клетки обычно пигментированы, но встречаются и бесцветные. Гиподерма у всех видов четко выражена и представлена на поперечных срезах более или менее прямоугольными клетками, образующими 4—6 слоев. Все виды имеют хорошо выраженный фитомелановый слой, средняя толщина его 10—35 μ, зернистое строение этого слоя хорошо видно на рисунках. Склеренхима всех изученных видов составляет около половины величины перикарпия. Склеренхимные клетки располагаются в виде шаровидных скоплений, между которыми проходят широкие, хорошо выраженные паренхимные лучи. Тонкостенная паренхима, выстилающая внутреннюю часть перикарпия, встречается лишь у семянок *H. argophyllus*.

На рис. 3 для сравнения приведен поперечный срез перикарпия семянки культурного подсолнечника *H. annuus* L., широко районированного сорта ВНИИМК 8931 урожая 1966 г. (лузжистость семянок крайней и средней зон корзинки соответственно 19 и 15%). Клетки эпидермиса почти всегда пигментированы. Лишены пигмента или имеют его в незначительном количестве лишь те клетки, которые обусловливают полосатость перикарпия у культурного подсолнечника. Гиподерма перикарпия спелых семянок большинства сортов представлена одним-двумя слоями клеток. Темно-коричневая окраска делает гиподерму мало заметной рядом с угольно-черным фитомелановым слоем. Пигментированные клетки эпидермиса как бы усиливают темную полосу на периферии перикарпия, поэтому различить отдельные составные части его представляется возможным лишь на обрыве среза (на рисунке мы постарались изобразить как можно более отчетливо все составные части перикарпия, для чего гиподерма не была закрашена). Фитомелановый слой имеет на поперечном срезе зернистое строение, толщина его не превышает 15 μ. Слой склеренхимы занимает значительную часть перикарпия. В верхней части этого слоя клеточные стенки утолщены значительно больше, чем в нижней. Со стороны семени перикарпий подстилает тонкостенная паренхима, которая является неотъемлемой частью перикарпия у культурного подсолнечника. Паренхимные лучи, пронизывающие толщу склеренхимы, в своем чередовании не обнаруживают какой-либо определенной закономерности.

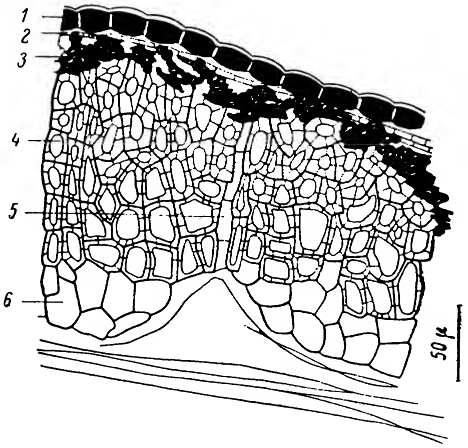


Рис. 3. *H. annuus* L. — диплоид-однолетник, поперечный срез перикарпия семянки культурного подсолнечника сорта ВНИИМК-8931 (урожай 1966 г.).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

При изучении коллекции образец, полученный Г. В. Пустовойт, под названием *H. demmovi* привлек к себе внимание как вид, полностью не скрещивающийся с *H. annuus* L. (Г. В. Пустовойт, 1966). Морфологический анализ семянок (табл. 3) и анатомическое исследование перикарпия семянок этого образца показали, что он не принадлежит к роду *Helianthus*. Для большей уверенности образец был послан проф. Гейзеру (США, специалисту по подсолнечнику, занимающемуся систематикой рода. Образец был отнесен им к виду *Heliopsis heliantherum* рода *Heliopsis* Pers.

Перикарпий его семянок имеет эпидермальные клетки в 2 раза большие, чем у видов рода *Helianthus*. Слой клеток, расположенных под эпидермисом, представляет собой беспорядочно расположенные огромные гиподермальные клетки, толщина его составляет 250—260 μ, в то время как у видов рода *Helianthus* — не более 80 μ. Как и гиподерма, склеренхима не имеет упорядоченного строения. А самое главное — в перикарпии нет четкой локализации фитомеланового слоя, присущей перикарпию семянок рода *Helianthus*. Отдельные вкрапления фитомелана разбросаны как между гиподермальными и склеренхимными клетками, так и ниже склеренхимного слоя, на границе с немногочисленными клетками тонкостенной паренхимы.

Выводы

1. Несмотря на большое разнообразие семянок подсолнечников по морфологическим признакам, анатомическое строение их перикарпия типично.

2. Все виды рода *Helianthus* имеют на границе гиподермы и склеренхимного слоя четко локализированный фитомелановый слой толщиной до 35 μ.

3. Несмотря на небольшую толщину перикарпия (не более 80 μ), лузжистость всех исследованных видов в 1.5—2.0 раза больше лузжистости культурных форм подсолнечника, представляющих диплоид-однолетник *H. annuus* L.

4. Все дикие виды подсолнечника отличаются от культурного вида также по морфологическим и другим признакам (окраска, размеры, абсолютный вес, удельный вес семянок и их составных частей).

5. Вид *H. argophyllus* (диплоид-однолетник, $2n=34$) по анатомическому строению перикарпия наиболее близок к *H. annuus* L.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Морфология и анатомия растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 11. — Безбородова Т. П. (1963). Морфолого-анатомическая характеристика семянок высокомасличных сортов подсолнечника. Сб. научн. тр. Донского СХИ, 1, 1. — Безрученко Н. З. (1939). Морфолого-анатомическое исследование семянок подсолнечника *Helianthus annuus* L. Сб. н.-и. работ Азово-Черноморского СХИ, VII. — Венцлавович Ф. С. (1935). Подсолнечник *Helianthus annuus* L. Мировые растительные ресурсы как исходный материал для селекции, VI. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Ильина А. И. (1953). Особенности процесса формирования семени подсолнечника и масличного льна. Краткий отчет Всес. н.-и. инст. масличных культур за 1952 г. — Ильина А. И. (1958). О структуре и панцирности подсолнечника. Краткий отчет Всес. н.-и. инст. масличных и эфиромасл. культур за 1957 г. — Карзин И. (1902). Новый сорт «панцирный» подсолнечник. Хозяин, 12. — Нассонов В. А. (1940). Анатомическое строение масличных семян, 1. — Пустовойт В. С. (1967). Селекция и семеноводство подсолнечника. Бюлл. научно-технич. информации по масличным культурам (юбилейный). Майкоп. — Пустовойт Г. В. (1966). Результаты селекции подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации. Сб. работ по масличн. культурам, 3. Майкоп. — Щепкина О. И. (1934). Материалы к морфологии и микрохимии плодов и семян панцирного подсолнечника. Сб. работ Центр. лаборатории Азово-Черноморского жирмасло за 1932—1933 гг. — Dafert u. Miklautz. (1911). Untersuchungen über die kohleähnlich Masse der Kompositen (Chemischer Teil). Ebenda, 87. — Hanausek T. F. (1902). Zur Entwickelungsgeschichte des Pericarps von *Helianthus annuus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., XX. — Hanausek T. F. (1911). Erkenntnisse über die Verbreitung der Phytomelane. Ber. Deutsch. Bot. Ges., XXIX. — Harz E. D. (1885). Landwirtschaftliche Samenkunde.

Научно-исследовательский институт
масличных культур,
г. Краснодар.

(Получено 1 XI 1968).

УДК 582 : 001.4 : 582.675.

А. Л. Тахтаджян

О РОДЕ *GYMNOSPERMIUM* SPACH

A. L. TAKHTAJAN. ON THE GENUS *GYMNOSPERMIUM* SPACH

В установленный им род *Leontice* Линней (Linnaeus, 1753, Sp. Pl., I : 312) включил следующие виды: *L. chrysogonum* (=*Bongardia chrysogonum* Griseb.), *L. leontopetalum* (лектотип рода *Leontice*), *L. thalictroides* (=*Caulophyllum thalictroides* Michx.), *L. leontopetaloides* (=*Tacca pinnatifida* Forst.). Таким образом, род *Leontice* в понимании Линнея был достаточно искусственным и включал даже одного представителя семейства *Taccaceae*. Уже в XVIII веке к роду *Leontice* прибавляются еще два новых вида (*L. incerta* Pallas, 1776 и *L. altaica* Pallas, 1783), что делает его еще более разнородным.

Французский ботаник Эдуар Спаш (Spach, 1839, Hist. Nat. Vég., Phan., 8 : 67) очень удачно разобрался в этом таксономическом хаосе и разделил прежний искусственно составленный род *Leontice* на четыре вполне естественных рода: *Leontice* L., *Bongardia* C. A. Mey., *Gymnospermium* Spach и *Caulophyllum* Michx. Роды *Bongardia* и *Caulophyllum* были описаны еще до Спаша, а *Gymnospermium* был описан им. Он был основан на *Leontice altaica* Pall., единственном известном Спашу представителе его нового рода.

Несмотря на то, что Спаш ясно показал отличия рода *Gymnospermium* от *Leontice* s. str., его новый род не получил признания и Прантль (Prantl, 1891, in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam., 3, 2 : 76) низвел его до ранга секции, в которую включил только один вид *L. altaica*, хотя к тому времени было уже описано несколько других видов этого родства.

Впервые самостоятельность рода *Gymnospermium* принимается во «Флоре Европы» (W. T. Stearn a. D. A. Webb, 1964, Fl. Europaea, 1 : 244), где они приводят *G. altaicum*, полностью синонимируя с этим видом *L. odessana* (DC.) Fischer.[1]

Изучение видов *Leontice* и *Gymnospermium* как на основании гербарных коллекций, так и наблюдений в природе (на Кавказе и в Средней Азии) приводит меня к выводу, что род *Gymnospermium* безусловно заслуживает признания, так как он очень хорошо отличается от *Leontice* целой совокупностью признаков. Важнейшие различия между *Leontice* и *Gymnospermium* можно показать в следующей таблице:

Leontice	*Gymnospermium*
Семена без ариллуса.	Семена с пленчатым ариллусом.
Коробочка пузыревидно вздутая, разрывающаяся неправильно, не менее 15—20 мм в диаметре, с семенами, скрытыми в ней.	Коробочка не бывает пузыревидно вздутой, раскрывающаяся правильно лопастями, не превышает 8 мм в диаметре и семена после раскрывания выставляются из нее.
Стеблевых листьев обычно 2 (до 5), расположенных как значительно ниже соцветия, так и под соцветием.	Стеблевой лист обычно 1 (редко 2), расположенный под соцветием.

В род *Gymnospermium* входит 6 видов, распространенных от Балканского полуострова до Сев. Кореи. Обзор рода *Gymnospermium* (вместе с родом *Leontice*) мною будет дан в другой работе, здесь же я ограничусь лишь перечнем его видов и установлением новых комбинаций.

---

[1] Во «Flora Europaea» авторство этого вида указывается как (DC.) Fisch. ex G. Don fil., что неточно. Следует писать: (DC.) Fisch. in G. Don fil., или просто: Fisch.

Род *Gymnospermium* Spach 1839, Hist. Nat. Vég. (Phan.) 8 : 66.

1. *Gymnospermium albertii* (Regel) Takht. comb. nov. — *Leontice albertii* Regel 1881, Cartenflora 30 : 293.

Описан из Западного Тянь-Шаня. Распространен в горах Северного и Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая, а также в горах Нуристана (б. Кафиристана) в сев.-вост. Афганистане. Этот вид долгое время считался эндемичным для Средней Азии, но недавно он обнаружен мною среди неопределенного материала, любезно присланного из Венского естественно-исторического музея (W). Этикетка на гербарном листе: Afghanistan: Nuristan, Vama, alt. 2100 m. L. Edelberg 414.

2. *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach 1839, Hist. Nat. Vég. (Phan.) 8 : 67. — *Leontice altaica* Pall. 1783, Acta Acad. Sci. Petrop. II pro anno 1779, pars posterior p. 255.

Описан с Алтая (Змеиногорск). Распространен в Алтайском крае и восточном и юго-восточном Казахстане (на юго-западе до Чу-Илийских гор).

3. *Gymnospermium darwasicum* (Regel) Takht. comb. nov.—*Leontice darwasica* Regel 1884, Acta Horti Petrop. 8 : 692.

Описан из Южн. Таджикистана (Дарваз). Эндем. Этот вид был собран только один раз в марте 1883 г. местным жителем Мусса в долине р. Пяндж ниже Калаи-хума, 6 мая 1969 г. он был собран мною вторично вместе с Н. С. Морозовой и И. А. Чукавиным ниже Калаи-хума близ кишлака Ширговат на каменистой осыпи и 7 мая в сае Парау близ кишлака Йогет на каменистой осыпи у снежника на летовке.

4. *Gymnospermium microrrhynchum* (S. Moore) Takht. comb. nov. — *Leontice microrrhyncha* S. Moore 1879, Journ. Linn. Soc., 17 : 377.

Описан из сев.-вост. Китая (Маньчжурия), провинция Shin King (но без указания местонахождения). Известен также для Северной Кореи.

5. *Cymnospermium odessanum* (DC.) Takht. comb. nov. — *Leontice odessana* (DC.) Fischer in G. Don fil. 1831, Gen. Syst. Gard. Bot. 1 : 119; *L. altaica* β *odessana* Fisch. ex DC. 1821, Reg. Vég. Syst. Nat. 2 : 26.

Описан из окрестностей Одессы. Распространен в юго-западных областях Украинской ССР, в Молдавской ССР, в Восточной Румынии (Северная Добруджа) и в Греции на полуострове Пелопоннес. Последнее местонахождение почему-то пропущено во «Flora Europaea»,[1] хотя еще в 1893 г. *L. odessana* была собрана в горах на севере Пелопоннеса (Ахайя). В гербарии Венского естественно-исторического музея (W) хранится гербарный лист с четырьмя небольшими растениями, принадлежащими *Gymnospermium odessanum* со следующей этикеткой: Dr. E. de Halácsy. Iter graecum secundum a. 1893. *Leontice alpina* spec. nova. Achaia. In rupestribus calcareis regionis alpinae mt. Panachaicon (Voidia hodie) loco dicto «Vrisi beiku» rarissime. Alt. 1800 m. Legi d. 5. Junii.

Эта замечательная находка была вскоре опубликована коллектором в 1894 г. в Denkschr. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. (Wien) 61 : 493, причем здесь он отказывается от первоначального намерения описать новый вид и приводит его под названием *Leontice altaica*. Под этим же названием он приводит этот вид в Consp. Fl. Graecae I : 36 (1901). Таким образом, кроме того, что ареал *G. odessanum* географически очень оторван от ареала очень близкого к нему вида *G. altaicum*, он сам оказался разорванным.

Во «Flora Europaea» *Leontice odessana* полностью синонимируется с *Gymnospermium altaicum*, что вряд ли можно считать правильным. Рядом мелких признаков, в частности длиной тычинок, формой лепестков и чашелистиков, размерами плодов, формой брактей, размерами клубня и др. эти два таксона отличаются друг от друга, и поэтому вопрос может стоять лишь о ранге различий, но не о самих различиях. Возможно, что эту расу следует рассматривать в ранге подвида или может быть «полувида», но ее таксономическая обособленность едва ли может вызвать сомнения. Возможно, что будущие исследователи найдут также некоторые отличия пелопоннесского *G. odessanum* от типичной его формы, но для этого нужны новые и более полные сборы.

---

[1] В то же время во «Flora Europaea» этот вид (под названием *Leontice altaica*) ошибочно приводится для Крыма, где он не произрастает (см. «Флора Крыма», I, 1 : 214, 1947).

6. *Gymnospermium smirnovii* (Trautv.) Takht. comb. nov. — *Leontice smirnovii* Trautv. 1880, Acta Horti Petrop. 7 : 405.

Описан из Восточной Грузии (Лагодехи). Распространен в лесах Восточной Грузии (Кахетия).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.9 (477.9)582.951.6—582.998

Е. В. Вульф. Флора Крыма, т. 3, вып. 3. Норичниковые—Сложноцветные. Под ред. Н. И. Рубцова и Л. А. Приваловой. Никитский ботанический сад. Ялта, 1969 : 1—393

M. I. KOTOV. *E. V. WULF.* THE FLORA OF CRIMEA, 3, 3. *SCROPHULARIACEAE—COMPOSITAE,* 1969

Наконец-то Никитский ботанический сад закончил составление «Флоры Крыма». Первый выпуск этого издания, предпринятого Е. В. Вульфом (с обработкой папоротникообразных и голосеменных), вышел в свет еще в 1927 г. Публикация «Флоры Крыма» затянулась за 40 лет. Е. В. Вульф умер в 1941 г. После него заботу о продолжении издания «Флоры Крыма» взял на себя С. С. Станков, который умер 14 октября 1962 г. Под его редакцией вышли т. 1, вып. 2—4 — Злаки (1951), Дополнения к т. 1, т. 2, вып. 1—3 — Двудольные (1947—1953) и т. 3, вып. 1 — Вересковые—Маслинные (1957). После смерти С. С. Станкова вышли две книги: т. 3, вып. 2 — Вьюнковые—Пасленовые (1966) под редакцией Н. И. Рубцова и С. С. Станкова и последний т. 3, вып. 3 вышел под редакцией Н. И. Рубцова и Л. А. Приваловой.

Основными авторами «Флоры Крыма» были работавшие тогда в Крыму: Е. В. Вульф, В. П. Малеев, Л. А. Привалова, В. Ф. Васильев, Т. С. Цырина, Н. М. Чернова, И. Н. Котова, К. П. Попов, Г. К. Рындина, В. Н. Пожидаева.

Ленинградские ботаники всегда активно изучали флору Крыма и были авторами обработок различных семейств, особенно много сделали для «Флоры Крыма» С. В. Юзепчук, А. Г. Борисова, А. И. Пояркова, С. Г. Тамамшян, а в последнем реферируемом нами томе — Н. Н. Цвелев, Т. Г. Леонова и Н. Б. Илларионова. С. С. Станков, редактор «Флоры Крыма», работавший сначала в г. Горьком, а затем в Москве, привлек к этой работе горьковских ботаников Б. М. Зефирова (впоследствии сотрудник Никитского ботанического сада), Д. С. Аверкиева и московских ботаников В. Г. Хржановского и В. С. Говорухина. Киевские ботаники приняли участие только в последнем томе «Флоры»; Д. Н. Доброчаева обработала род *Anthemis* L. и М. И. Котов — *Hieracium* L. Авторами «Флоры Крыма» были также харьковский ботаник Ю. Н. Прокудин (обработал сем. *Gramineae*), тбилисский ботаник Л. А. Харадзе (обработала род *Cirsium* Mill.) и ботаник Р. Герц (R. Hoerz).

Во «Флоре Крыма» описано 703 рода и 2277 видов, из них 26 родов и 59 видов указаны как адвентивные (заносные и одичавшие) или как культивируемые в Крыму растения. Флора Крыма очень богата эндемичными видами, особенно неоэндемами. По подсчетам М. И. Котова (1957), эндемичных растений в «Флоре Крыма» 135, из них 80% неоэндемы.

12-томная «Флора УРСР» (1937—1965), изданная в Киеве Институтом ботаники АН УССР, содержит сведения о флоре Крыма, начиная с VIII тома, т. е. с момента передачи в 1954 г. Крымской области из состава РСФСР в УССР. Киевскими ботаниками описано много новых видов из Крыма и критически пересмотрен состав его флоры. Сведения о флоре Крыма имеются также в «Визначнику рослин України», второе издание которого вышло в Киеве в 1965 г.

Новые виды из Крыма были описаны и во «Флоре СССР», многие из них трактуются как эндемы.

Сделаю несколько частных замечаний по обработкам отдельных систематических групп в рассматриваемой «Флоре».

В последнее время наблюдается тенденция к низведению многих из числа описанных крымских эндемов в ряд синонимов, но одновременно описываются и новые эндемичные виды. Процесс видообразования неоэндемов в Крыму в настоящее время усиленно продолжается и к «развенчанию» крымских эндемов следует подходить с большой осторожностью. Так, например, в роде *Taraxacum* L.

широко распространена апогамия, которая ведет к образованию многочисленных устойчивых форм (апогаметов). Апогамные виды еще очень мало изучены в этом роде (лучше изучены они даже в роде *Hieracium* L.), хотя в обработках «Флоры СССР» и «Флоры УРСР» указано сравнительно немного видов в роде *Taraxacum*. С моей точки зрения, виды *Taraxacum pobedimoviae* Schischk. и *T. tauricum* Kotov не следует считать синонимами. Это касается также многих видов С. В. Юзепчука, М. В. Клокова и Б. К. Шишкина, которые во «Флоре Крыма» сведены в синонимы ранее известных видов.

Н. Б. Илларионова снова приводит в последнем томе «Флоры Крыма» виды *Centaurea* L., «забракованные» М. В. Клоковым в XII томе «Флоры УРСР» — *C. stankovii* Illar., *C. nikitensis* Illar. Я считаю также, что она права, признавая *C. fuscomarginata* Juz. эндемичным крымским видом, но еще до нее это было отмечено Д. Н. Доброчаевой в «Визначнику рослин України» (1965). Указание этого вида С. К. Черепановым (1963) для Кавказа во «Флоре СССР» по сборам М. И. Котова в Анапском р-не Краснодарского края ошибочно, в указанном районе растет эндемичный вид *C. czerkassica* Dobrocz. et Kotov, описанный в той же «Флоре СССР».

В реферируемой книге наиболее ценной представляется обработка Т. Г. Леоновой рода *Artemisia* L., в частности полимолярного цикла *A. maritima* L. s. l., она описывает новый вид *A. dzevanovskyi* Leonova с Тарханкутского полуострова и впервые для Крыма указывает *A. lercheana* Web. ex Stechm.

Для Крыма приводились раньше три вида *Lapsana* — *L. communis* L., *L. grandiflora* M. B. и *L. intermedia* M. B., из них автор обработки этого рода Л. А. Привалова приводит только один — *L. intermedia* M. B.

Можно поздравить крымских ботаников с завершением такого капитального издания, как «Флора Крыма». Но считать флору Крыма окончательно изученной, однако, не приходится. Так, совсем недавно была найдена *Daphne*, близкая к среднерусскому виду *D. sophia* Kalen., которую я описываю как новый вид *D. taurica* Kotov; в 1969 г. в Судакском районе у с. Приветное мною был собран новый для Крыма вид *Ambrosia aptera* DC.

Многие виды, описанные из Крыма, следует снова пересматривать, собирать по ним материал, так как они являются критическими и недостаточно изученными.

М. И. Котов.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 15 IX 1969).

УДК 019.941 : 581.9 : 582.29 (477)

А. М. Окснер. Флора лишайників України в двох томах. Том 2 (випуск 1). Издательство «Наукова думка», Киев, 1968, 500 стр., 204 рис., схема ботанико-географических районов УССР

H. H. TRASS. *A. M. OXNER.* THE FLORA OF LICHENS OF THE UKRAINE, IN TWO VOLUMES. 2, 1, 1968

В 1956 г. вышел из печати 1-й том «Флоры лишайников Украины» А. Н. Окснера (рецензию К. А. Рассадиной на этот труд см. в «Ботаническом журнале» № 4 за 1958 г.). В первом томе этой чрезвычайно полной и критической монографии по лихенофлоре УССР приведено описание 345 видов, принадлежащих к 30 семействам и 81 роду, из них 311 видов встречаются на Украине.

В 1968 г. украинское издательство «Наукова думка» издало первую часть 2-го тома этой «Флоры». В ней рассматривается 345 видов, принадлежащих к 6 семействам и 25 родам, из них 312 видов встречаются на территории Украины. С выходом в свет этого выпуска можно считать, что примерно $^2/_3$ лишайниковой флоры Украины обработано. Остается ожидать появления второй части этого тома (нам хотелось бы надеяться, что вторая часть будет опубликована значительно быстрее).

В первом выпуске 2-го тома «Флоры» описываются семейства *Acarosporaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecideaceae*, *Pertusariaceae*, *Stereocaulonaceae* и *Umbilicariaceae* и входящие в эти семейства роды *Acarospora*, *Arthrospora*, *Bacidia*, *Baeomyces*, *Biatora*, *Biatorella*, *Bilimbia*, *Catillaria*, *Catocarpon*, *Chrysospora*, *Cladonia*, *Glypholecia*, *Icmadophila*, *Lecidea*, *Lopadium*, *Maronea*, *Mycoblastus*, *Pertusaria*, *Psora*, *Rhizocarpon*, *Sarcogyne*, *Sporastatia*, *Stereocaulon*, *Toninia* и *Umbilicaria*. Трактовка объема рода у автора довольно узкая. Так, например, в качестве самостоятельных родов рассматриваются *Biatora*, *Bilimbia* и *Catocarpon*, которые во многих современных лихенологических работах считаются подродами или секциями соответственно родов *Lecidea*, *Bacidia* и *Rhizocarpon*. Выделение их в качестве родов обосновано — они несомненно филогенетически обособленные и внутренне гомогенные группы видов в ранге родов. Нам лишь кажется, что такого же родового ранга заслуживает и группа *Pycnothelia* (у А. Н. Окснера подрод рода *Cladonia*), а может быть и некоторые другие внутриродовые группы. В современных системах лишайников вообще бросается в глаза чрезмерная объемистость и гетерогенность родов. Вспомним для сравнения, что 20 000 видов лишайников разделяются между 400 родами, а лишь немного большее число видов грибов — между 1820 родами. Ввиду этого стремление некоторых лихенологов выделять новые более мелкие и гомогенные роды (например, *Squamarina*, *Platismatia*, *Asahinea*, *Physconia* и др.) следует считать правильным.

Очень ценным является критический анализ многих родов. Автор дает, например, очень полный обзор внутриродовой систематики лецидий, кладоний, акароспор и пр. Конечно, не со всеми положениями автора можно при этом согласиться. Так как «типовым видом» рода *Cladonia* является *Cl. subulata*, то подсекцией *Cladonia* следует назвать группу *Thallostelides* (куда входит названный вид), а не *Chasmariae*. Не совсем естественно начинать систему кладоний с группы *Cocciferae*, которая несомненно является производным группы *Thallostelides*. Вообще эволюция видов кладоний, по всей вероятности, шла от простых (не ветвящихся) форм в направлении возникновения кустистых форм с большой слоевищной поверхностью. Группа *Cladina* является среди кладоний несомненно самой молодой, в которой происходит наиболее активный процесс формо- и видообразования. Нам кажется более естественным разместить внутриродовые группы кладоний в следующем порядке: I. Subgen. *Cladonia*: 1. Sect. *Cladonia* (*Clausae*), 1) Ser. *Cladonia* (*Thallostelides*), 2) Ser. *Podostelides*, 3) Ser. *Cocciferae*, 4) Ser. *Ochroleucae*, 5) Ser. *Foliosae*; 2. Sect. *Perviae*, 1) Ser. *Perviae* (*Chasmariae*), 2) Ser. *Unciales*; II Subgen. *Cladina*.

Что касается взглядов автора в отношении объема вида у лишайников, то по этому вопросу трудно прийти к какому-либо общему заключению, у автора нет единой точки зрения в отношении всех родов, чего, впрочем, и трудно требовать, учитывая современное состояние оценки таксономической значимости различных анатомических, морфологических и биохимических признаков лишайников. В некоторых родах автор выделяет довольно «крупные» полиморфные виды со многими внутривидовыми единицами (например, *Rhizocarpon geographicum*, *Pertusaria amara*), в других он признает и некоторые сомнительные «мелкие» виды. Во всяком случае Окснер принадлежит к сторонникам политипической трактовки вида; это видно и из того, что при описании видов много внимания уделяется формам и разновидностям.

План описания вида в этом томе в основном такой же, как и в первом — приводятся синонимика названия, описание вида (в большинстве случаев весьма полное и критическое), данные о местообитаниях и распространении в УССР, в СССР и на всем ареале, характеризуется изменчивость вида и описываются главные внутривидовые единицы. Кроме тех видов, которые доподлинно найдены на территории УССР, в этом выпуске описываются 33 вида, нахождение которых возможно на территории УССР, обитающие в смежных с Украиной местностях. Следовало бы включить во «Флору» также *Psora cladonioides*, *Cladonia delessertii*, *C. leptophylla*, *C. destricta*, *C. grayi*, *Pilophoron cereolus* и др., которые, по всей вероятности, растут на Украине, но пока не найдены на ее территории.

Понятно, что в такой большой труд, составление которого продолжалось много лет, проникли и некоторые неточности. Не будем их перечислять, так как в большинстве своем они несущественны и не снижают общего высокого уровня работы, отметим лишь некоторые. Стр. 58 — более правильным названием для *Lecidea elaeochroma* (Ach.) Ach. было бы *L. limitata* (Scop.) S. F. Gray: стр. 85 — автором комбинации *Biatora uliginosa* var. *chthonoblastes* (A. Br.) является Эрихсен, что не указано; стр. 173 — не указан базионим новой комбинации *Toninia taurica* (Szat.) Oxn.

Весь первый выпуск 2-го тома напечатан петитом. Благодаря этому объем тома сильно сократился, но пользование им затруднено. Сокращения текста можно было бы достичь, применив, например, предельные сокращения фамилий коллекторов лишайников, а фамилии повторяются в тексте сотни и сотни раз, и лишь какую-то определенную часть текста оставив в петите.

«Флора лишайников Украины» А. Н. Окснера — настоящая «Флора», отвечающая всем требованиям монографических трудов такого рода. Она составлена на основе огромного материала, многосторонне освещает вопросы систематики лишайников, и, что особенно ценно, она критична, все вопросы рассмотрены и продуманы исследователем, уже более 40 лет работающим в области систематики, филогении, географии и экологии лишайников. Все лихенологи с нетерпением ждут завершения этой замечательной монографии.

Х. Х. Трасс.

Тартуский государственный
университет.

(Получено 27 X 1969).

УДК 019.941 : 582.675.1 (6)

Munz Philip A. A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida.* Journ. Arnold Arboretum, 1967, 48, 1:30—55. (**Мюнц Ф. А.** Конспект африканских видов *Delphinium* и *Consolida*, 1967).

Munz Philip A. A synopsis of the Asian species of *Consolida* (*Ranunculaceae*). Journ. Arnold Arboretum, 1967, 48, 2: 159—202. (**Мюнц Ф. А.** Конспект азиатских видов *Consolida*, 1967).

Munz Philip A. A synopsis of the Asian species of *Delphinium*, sensu stricto. Journ. Arnold Arboretum, 1967, 48, 3: 249—302; 48, 4 : 475—545; 1968, 49, 1 : 73—166; 49, 2 : 233—259. (**Мюнц Ф. А.** Конспект азиатских видов *Delphinium*, 1968).

N. I. MALIUTIN (A REVIEW)

Почти каждый год ботаники описывают новые виды из рода *Delphinium* L., однако до сих пор еще не разработана удовлетворительная внутриродовая система, которая крайне необходима в виду большого числа таксонов. Работа Мюнца об азиатских и африканских видах рода наряду с монографическими обработками североамериканских видов (Ewan, 1945) и дельфиниумов Европы (Chater et Pawlowskii, 1964) является ценным материалом для будущей монографии рода и для построения новой и более совершенной его системы.

Мюнц, вслед за другими авторами, признает правильным выделение рода *Consolida* S. F. Gray и относит к нему 6 видов из Африки и 40 из Азии. Нам кажется, что не следовало бы *C. ambigua* (L.) Ball. et Heywood выделять в самостоятельный вид, так как это аномальная садовая форма *C. ajacis* (L.) Schur с увеличенным числом плодолистиков, на что указывал Циммерман (Zimmermann, 1966). Род *Aconitopsis*, установленный Кемуларией-Натадзе (1940) для однолетних видов с улиткообразно закрученными шпорцами, Мюнц не упоминает и все эти виды относит к роду *Consolida*. Остается неясным, почему автор не согласен с установлением нового рода, который принят советскими ботаниками во всех региональных флорах Кавказа.

Отвергая секции Гута (Huth, 1895) и Ван-Вэнь-Цая (Wang, 1962) как не отражающие родственных связей между видами, Мюнц для удобства определения растений разделяет дельфиниумы Азии на 10 групп. Первые 2 группы соответствуют секциям Де-Кандоля *Delphinellum* и *Staphysagria*, а 3-я секции Ван-Вэнь-Цая *Anthriscifolium*. В 4-ю группу отнесены многолетние виды с клубневидным корневищем, мелкими цветками и многораздельными листьями с линейными дольками. Виды этой группы встречаются в аридных областях Средиземноморья, Средней и Малой Азии. В 5-ю группу входят низкие, волосисто опушенные растения с крупными цветками и короткими мешковидными шпорцами. Эта группа частично совпадает с Гутовской трибой *Brevicalcaratum*. 6-я группа объединяет виды, подобные *Delphinium grandiflorum* L., сюда включены растения с листьями, разрезанными на узкие линейные дольки не более 1—3 мм шир. В эту группу входит *D. triste* Fisch., форма соцветия и внешний облик которого сильно отличается от *D. grandiflorum* L., так что деление видов на группы только по строению листьев не облегчает определения живых растений. У растений 7-й группы в отличие от 6-й отсутствуют стеблевые листья. Три последних группы объединяют виды, листья которых имеют широкие ланцетные или яйцевидные доли. Виды 8-й и 9-й групп отличаются слегка согнутыми или не согнутыми шпорцами, причем у видов 8-й группы лепестки окрашены так же, как чашелистики, а у видов 9-й группы лепестки черные. В 10-ю группу входят виды с согнутыми в полукруг шпорцами.

Из дельфиниумов азиатской части СССР в работе Мюнца приводится 65 видов, однако из этого числа следует исключить *D. cryophilum* Nevski с о. Колгуев и *D. villosum* Stev., которые в число азиатских видов попали ошибочно. Местом распространения *D. villosum* во «Флоре СССР» указано с. Красное Рыбинского района Ярославской обл. У Мюнца этот вид описывается без указания ареала. Нужно сказать, что *D. villosum* был описан с растения, выращенного в ботаническом саду, а в Ярославской обл. не растет, с чем был согласен покойный ныне редактор «Определителя растений Ярославской области» В. К. Богачев.

В отличие от «Флоры СССР» (Невский, 1937), где для азиатской части описано 64 вида, разница в конспекте незначительная, но у Мюнца включены 3 вида, описанные после 1937 г. Помимо этого есть несколько изменений в названиях. Для Восточной Сибири Мюнц восстанавливает вид *D. crassicaule* Ledeb., название которого во «Флоре СССР» указано в качестве синонима *D. crassifolium* Schrad. Название *D. iliense* Huth заменено более ранним *D. duhmbergii* Huth, которое было установлено Гутом в 1893 г. Описанный С. А. Невским *D. korshinskyanum* Мюнц считает синонимом *D. elatum* L., а к *D. oreophilum* Huth в синонимы отнесен *D. rotundifolium* Afan. Для Кавказа вместо *D. quercetorum* Boiss. et Hausskn., который по Мюнцу там не растет, приводится *D. pallidiflorum* Freyn, в синонимах у которого указан *D. nachiczevanicum* Tzvelev. Исключается также *D. freynii* Conr., который Мюнц, вслед за Дэвиссм (Davis, 1965), считает локальной формой *D. schmalhausenii* Albov.

Имея дело с огромной территорией всей Азии, Мюнц мог устанавливать полный ареал для каждого вида, и, естественно, что он придавал видам более широкий объем, чем это практикуется в некоторых региональных флорах. Это особенно характерно для Кавказа, где по Гроссгейму (1950) встречаются 23 вида, по Кемуларии-Натадзе (1966) — 32, а по Мюнцу — только 22 вида. Многие кавказские виды по существу являются локальными формами, и Мюнц прав, причисляя такие таксоны, как *D. linearilobum* N. Busch и *D. tomentellum* N. Busch, к виду *D. crispulum* Rupr. Он считает, что окраска цветков не является важным систематическим признаком и на основании темно-синей или бледно-синей окраски чашелистиков нельзя устанавливать новый вид. В этом отношении очень показательна судьба 6 африканских видов, описанных в свое время Хемслеем и Энглером: *D. goetzeanum*, *D. gommingeri*, *D. candidum*, *D. macrocephalum*, *D. ruspolianum*, *D. wellby*. Все эти виды, как установил Мюнц, являются формами одного вида *D. leroyi* Franch. и отличаются друг от друга только разницей в окраске цветков.

В приложении к конспекту (49.2 : 258—259) Мюнц указывает на необоснованное установление Ван-Вэнь-Цаем (Acta Phytotaxonomica Sinica, 1964, 9 : 104) нового рода *Chienia*. Под этим названием, как утверждает Мюнц, описана аномальная форма *Delphinium grandiflorum* L.

Всего в работе Мюнца приводится 244 вида дельфиниумов, половина которых встречается в Китае. Он устанавливает 20 новых видов из Бирмы, Бутана, Непала и других малоисследованных стран Азии. Им выполнена очень большая работа по изучению гербарного материала (более 6000 образцов), в том числе и из гербария Ботанического института им. Комарова АН СССР. В конспекте Мюнца есть необходимые для ботаников сведения о дельфиниумах зарубежных стран, описание которых находилось ранее в разных малодоступных изданиях. Конспект является ценным материалом для будущей монографии рода, в работе над которой, как правильно замечает Мюнц, необходимо изучение живых растений в природе.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1950). Флора Кавказа, 4 : 21—33. — Кемулария-Натадзе Л. М. (1940). *Aconitopsis* — новый род сем. *Ranunculaceae*. Тр. Тбил. бот. инст., 7. — Кемулария-Натадзе Л. М. (1966). Раналиевые Кавказа и их таксономия. — Невский С. А. (1937). *Delphinium*. Флора СССР, 7. — Chater A. D. et B. Pawlowskii. (1964). Flora Europaea, 1. — Davis P. H. (1965). Flora Turkey. — Ewan J. A. (1945). A synopsis of the North American species of *Delphinium*. Univ. Colorado Stud. Ser. D, 160. — Huth E. (1893). Neue Arten der Gattung *Delphinium*. Bull. Herb. Boiss., 1 : 327—336. — Huth E. (1895). Monographie der Gattung *Delphinium*. Bot. Jahrb., 20. — Wang W. T. (1962). Critical review of the genus *Delphinium* from the ranunculaceous flora of China.. Acta Bot. Sinica, 10, 1, 2, 3. — Zimmermann W. (1966). Über die Phylogenie und das System der *Ranunculaceae*. Feddes Repert., 73, 1 : 15.

Н. И. Малютин.

Совхоз «Марфино»
Мытищенского р-на
Московской области.

(Получено 1 IX 1969).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 : 582.001.4

Н. Н. Цвелев

О ВКЛАДЕ СЕРГЕЯ АРСЕНЬЕВИЧА НЕВСКОГО В СИСТЕМАТИКУ РАСТЕНИЙ

N. N. TZVELIOV. ON THE CONTRIBUTION OF SERGEI ARSENIYEVICH NEVSKY TO PLANT TAXONOMY

Более тридцати лет назад, 2 июля 1938 г., еще совсем молодым человеком ушел из жизни талантливейший систематик и флорист Сергей Арсеньевич Невский. Всего 9 лет (с конца 1929 г.) продолжалась его научно-исследовательская деятельность в стенах Ботанического института АН СССР (прежде Главного ботанического сада), но и за это короткое время он сделал так много, что авторы опубликованного в журнале «Советская ботаника» некролога, его друзья и товарищи по работе Л. А. Куприянова и С. В. Юзепчук (1939) имели полное право сказать о нем: «Он сумел в течение своей короткой жизни и деятельности дать советской науке больше, чем иные работники дают в десятки лет». Мы не собираемся здесь вновь приводить несложную биографию С. А. Невского и повторять список его научных трудов, так как все это имеется в некрологе. Наша задача — напомнить читателям «Ботанического журнала» о том весьма существенном вкладе в ботаническую науку и прежде всего в агростологию, который был сделан этим поистине замечательным человеком.

Конечно, далеко не одним объемом опубликованных работ, как бы он ни был велик, может быть по-настоящему оценен вклад ученого в науку. Гораздо более важным является качество этих работ и прежде всего объем того действительно нового, что содержится в этих работах и способствует дальнейшему прогрессу науки. Именно в этом отношении работы С. А. Невского могут служить образцом для последующих поколений ботаников. Будучи в жизни очень скромным, застенчивым человеком (Куприянова и Юзепчук, 1939 : 127), в своих научных трудах он смело выступал против традиционных взглядов и мнений общепризнанных авторитетов, если они, по его мнению, не соответствовали наблюдаемым фактам. Все это особенно ярко проявилось в той отрасли ботаники, которой он отдал больше всего времени, а именно в агростологии. Стремясь к подлинно естественной системе семейства злаков *Poaceae*, он разделял и перекраивал общепризнанные роды, борясь с консерватизмом сторонников традиционных взглядов, часто проистекающим лишь от нежелания вникнуть в существо вопроса.

Уже в начале своей научной деятельности, работая по систематике трибы *Hordeeae* (правильнее *Triticeae*), он обратил внимание на неестественность многих родов этой трибы. Позднее (Невский, 1933) С. А. была предложена и обоснована совершенно новая система трибы *Hordeeae*, очищенной им от нередко включавшихся в эту трибу, но совершенно чуждых ей родов *Nardus* L., *Lolium* L., *Pholiurus* Trin. и *Psilurus* Trin. *Hordeeae* были разделены на 7 естественных подтриб: *Brachypodiinae*, *Clinelyminae*, *Roegneriinae*, *Hordeinae*, *Aegilopinae*, *Elyminae* и *Agropyrinae*. Значительно изменился и родовой состав этой трибы, причем 4 рода: *Taeniatherum* Nevski, *Psathyrostachys* Nevski, *Aneurolepidium* Nevski, *Malacurus* Nevski были описаны С. А. впервые, а 7 родов восстановлены после долгого забвения.

Наиболее существенным достижением новой системы было выделение группы видов рода *Agropyron* Gaertn. sensu lato в самостоятельный род *Roegneria* C. Koch, который, несмотря на большое внешнее сходство с видами другой группы рода *Agropyron* sensu lato, названной С. А. «*Elytrigia* Desv.», значительно более близок к роду *Elymus* L. sensu stricto, в нарушение номенклатурных правил названному С. А. *Clinelymus* (Griseb.) Nevski. Еще раньше (Невский, 1932) С. А. показал существование очень важных различий между этим последним родом и многочисленными видами, прежде также включавшимся в род *Elymus* sensu lato, а теперь отнесенным к родам *Elymus* sensu Nevski (этому роду следовало бы дать название *Leymus* Hochst.) и *Aneurolepidium.* Ряд видов, прежде относившихся частью к *Elymus* sensu lato, частью к *Hordeum* L., был вполне обоснованно выделен С. А. в самостоятельный род *Psathyrostachys.* Род *Aneurolepidium* был дополнен двумя видами: *A. ramosum* (Trin.) Nevski и *A. pseudoagropyrum* (Trin.) Nevski, прежде относившимися к роду *Agropyron* sensu lato, но в действительности не имеющими сколько-нибудь близкого родства с этим последним родом. Впервые признанные С. А. роды *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach и *Taeniatherum* уже вскоре получили всеобщее признание.

Предвидя возражение против такого коренного видоизменения системы трибы *Hordeeae*, С. А. писал: «Надеюсь, что привычка к пользованию старой системой не будет являться существенным поводом к возражениям против системы новой» (Невский, 1933 : 25). И действительно, лишь сила привычки, традиции вплоть до настоящего времени заставляют некоторых авторов не считаться с новой системой Невского. Вполне допустимо (и это зависит от соображений того или иного автора) объединять или разъединять такие действительно близкие роды, как *Agropyron* и *Elytrigia*, *Leymus* и *Aneurolepidium*, но объединение в один род *Roegneria*, *Agropyron* (включая *Elytrigia*), *Eremopyrum* и *Aneurolepidium* (включая в этот род лишь группу *A. ramosum* sensu lato) или родов *Elymus* sensu stricto (=*Clinelymus*), *Leymus* (=*Elymus sensu* Nevski) и *Psathyrostachys* после работ С. А. является уже ошибкой. Если по-настоящему глубоко познакомиться с существом дела, то нетрудно, например, убедиться, что если уж отказываться от рода *Roegneria*, то его следует объединять в первую очередь с родом *Elymus* sensu stricto (=*Clinelymus*), к которому он действительно очень близок, а не с родом *Agropyron.* В настоящее время наблюдается тенденция к такому объединению (A. a. D. Löve, 1965; Цвелев, 1968), и его нельзя не считать достаточно обоснованным. Собственно такое объединение не противоречит идеям С. А., а является как бы дальнейшим их развитием. Ведь именно С. А. впервые показал несущественность единственного признака, разделяющего эти роды: способа расположения колосков в колосе по одному или по несколько.

К сожалению, вследствие сопротивления редакции «Флоры СССР» С. А. не смог последовательно провести свою новую систему во втором томе этого издания, хотя основные ее достижения (отделение *Roegneria* от *Agropyron* и *Clinelymus* от *Elymus*) ему удалось отстоять и здесь.[1] Считая возможным объединение некоторых из принятых С. А. родов, мы нисколько не сомневаемся в очень большом положительном значении предложенного им более дробного понимания родов трибы *Hordeeae*, которое в значительной мере и сделало систему этой трибы по-настоящему естественной. Поэтому мы вполне согласны со следующей оценкой, данной С. А. «укрупнителям» родов: «Приверженцы громоздких крупных родов повинны прежде всего в двух существеннейших погрешностях: 1. в формальном разграничении родов на основании лишь одного какого-нибудь признака и 2. в игнорировании или незнании всех прочих признаков классифицируемых ими систематических групп». И далее: «Но не всегда удобно закрывать глаза на то, что один формально выхваченный признак не оказывается выдержанным у всех видов. Сторонникам „крупных“ родов, включающих сложную иерархическую лестницу подродов, секций, подсекций, Gesammtart’ов и т. д., приходится в таком случае стремительно катиться по наклонной плоскости дальнейшего „укрупнения“» (Невский, 1941 : 84—85). С. А. приводит очень яркий пример «укрупнительства» такого рода: роды *Triticum* L. и *Hordeum* L., в понимании Ашерсона и Гребнера (Ascherson u. Graebner, 1898—1902), где они различаются только по одному признаку — расположению колосков в колосе: по одному у *Triticum* и по несколько у *Hordeum.* Приводимый пример не нуждается в комментариях, так как в настоящее время очевидно, что даже и это единственное различие не выдержано в пределах отдельных видов, а отдельные части этих «громоздких» родов куда ближе друг к другу, чем к другим частям того же самого рода.

Несколько более обоснованным является принимаемое некоторыми авторами последнего времени (Gould, 1947; Runemark a. Heneen, 1968) объединение в один гигантский род *Elymus* sensu latissimo принятых Невским родов: *Elymus* s. s., *Roegneria*, *Elytrigia*, *Agropyron*, *Aneurolepidium*, *Leymus* и еще нескольких более мелких родов. Однако такое объединение привело бы к очень большому числу новых комбинаций, а в пределах этого явно гетерогенного рода все равно пришлось бы различать подроды и секции и определять границы между ними. Кроме того, приведенное нами возражение С. А. в адрес сторонников «крупных» родов и здесь полностью сохраняет свое значение. Если бы два последних из цитированных нами авторов (Runemark a. Heneen, 1968) были бы хорошо знакомы с обитающими в Средней и Центральной Азии видами: *Leymus* и *Psathyrostachys*, они легко могли бы убедиться в не менее тесной связи относимого ими к «*Elymus* Group» (и к роду *Elymus* s. l.!) рода *Leymus* через *Psathyrostachys* с родом *Hordeum*, как и *Psathyrostachys*, принадлежащего к их «*Hordeum* Group». Наверное, тогда бы они пришли к выводу о необходимости присоединения к гигантскому роду *Elymus* s. l. также родов *Psathyrostachys* и *Hordeum*, что действительно означало бы движение «по наклонной плоскости дальнейшего укрупнения». Поэтому принятый С. А. путь разукрупнения родов, деления их на более мелкие, но естественные роды, по-видимому, является все же более правильным.

---

[1] Обработка трибы *Hordeeae* в полном соответствии с новой системой была опубликована С. А. позднее (Невский, 1936а).

Немало столь же революционных преобразований внесено С. А. и в другие трибы злаков. Именно ему принадлежит заслуга отделения гондванской по происхождению трибы *Danthonieae* от преимущественно голарктической трибы *Aveneae*. С. А. совершенно правильно указал объем этой трибы (Невский, 1937 : 223 и 226), причем в нее был включен и род *Schismus* Beauv., до этого обычно относившийся к трибе *Festuceae*. К сожалению, отсутствие латинского диагноза помешало С. А. стать автором как этой трибы, так и другой, совершенно правильно намеченной им трибы *Aeluropodeae* (Невский, 1937 : 336). Узаконены они были лишь значительно позднее другими авторами (*Danthonieae* Zotov, 1963; *Aeluropodeae* Nevski ex Bor., 1965). С. А. впервые по-настоящему обосновал необходимость выделения триб *Meliceae* и *Bromeae* (Невский, 1934 : 11—14) и правильно указал их объем в противоположность более ранним авторам, установившим эти трибы без ясного представления об их родстве и объеме. Так, в трибе *Meliceae* объединены им прежде считавшиеся неродственными роды: *Melica* L., *Glyceria* R. Br. и *Schizachne* Hack., и эта триба разделена на 2 подтрибы: *Melicinae* и *Glyceriinae*, которые, как выяснилось позднее, отличаются друг от друга величиной хромосом. С. А. впервые было указано (Невский, 1937 : 220—221) на наличие в трибе *Leptureae* двух вполне обособленных групп родов: преимущественно тропической (с родом *Lepturus* R. Br.) и средиземноморской, позднее выделенной в самостоятельную трибу *Monermeae* C. E. Hubb. В этой же работе «Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий», вообще содержащей много интереснейших соображений об эволюции злаков, совершенно правильно указано на значительную обособленность родов *Aristida* L. и *Milium* L., прежде ошибочно сближавшихся с родами трибы *Stipeae*. В отношении рода *Aristida* С. А. впервые указал на его довольно тесное родство с трибой *Danthonieae* и его «чисто гондванское» происхождение. Лишь значительно позднее род *Aristida* был выделен в особую трибу *Aristideae* C. E. Hubb., действительно тесно примыкающую к *Danthonieae*. Здесь же (Невский, 1937 : 227—228) подробно разбирается триба *Phalarideae*, в состав которой Невским впервые и (также совершенно правильно!) введены такие роды, как *Beckmannia* Host, *Phleum* L., *Alopecurus* L. и *Rhizocephalus* Boiss. Включаемый многими авторами в эту трибу (или в трибу *Oryzeae*) род *Ehrhartha* Thunb. вполне обоснованно выделяется им в новую трибу *Ehrharteae*. Трибу *Phalarideae* С. А. делит на три естественных подтрибы: *Phalarideae*, *Phleinae* и *Beckmanniinae*.[1]

Мы уже останавливались на введенных С. А. существенных изменениях в объеме родов трибы *Hordeeae*, однако очень важные изменения были внесены им и в объем различных родов из других триб. Сюда относится прежде всего разукрупнение многих родов, и, с нашей точки зрения, нельзя не признать, что в подавляющем большинстве случаев такие разукрупненные роды выглядят значительно более естественными. Таковы средиземноморские роды *Bromus* L. s. s. и *Anisantha* C. Koch, вполне обоснованно отделенные С. А. от голарктического рода *Zerna* Panz.; род *Pentatherum* Nabel., занимающий промежуточное положение между родами *Agrostis* L. и *Calamagrostis* Adans.; выделенные из рода *Trisetum* Pers. однолетние роды *Trisetaria* Forsk. и *Trichaeta* Beauv.; выделенный из рода *Danthonia* Lam. et DC. род *Asthenatherum* Nevski; роды *Enneapogon* Desv. и *Piptatherum* Beauv., объединенные во «Флоре СССР» соответственно с родами *Pappophorum* Schreb. и *Oryzopsis* Michx. Многолетние виды рода *Polypogon* Desf. не без оснований были выделены С. А. (Невский, 1936в : 143) в восстановленный им род *Nowodworskya* C. Presl, куда был совершенно правильно отнесен и вид *N. semiverticillata* (Forsk.) Nevski, в принадлежности которого к роду *Agrostis* (под названием «*A. verticillata* Vill.») ранее никто не сомневался. Можно отметить также указание С. А. (Невский, 1937 : 222) на монотипность рода *Ptilagrostis* Griseb., в который во «Флоре СССР» ошибочно включено несколько видов настоящих *Stipa* L.

Более дробное понимание целого ряда родов из других семейств (в частности явно сборного рода *Astragalus* L.) было проведено С. А. при анализе флоры Кугитанга (Невский, 1937) и многие из впервые восстановленных им здесь родов, например *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski, *Bilderdykia* Dum., *Consolida* S. F. Gray и *Psylliostachys* (Jaub. et Spach) Nevski, с каждым годом все шире входят в ботаническую литературу. Следует, однако, отметить, что С. А. вовсе не был сторонником огульного дробления родов, а в ряде случаев высказывался даже за их объединение (например присоединял род *Lophochloa* Reichb. к *Trisetaria* Forsk., *Timouria* Roshev. к *Achnatherum* Beauv., *Pyrethrum* Zinn к *Tanacetum* L.).

Помимо трибы *Hordeeae* Невским были обработаны для «Флоры СССР» еще несколько родов злаков: *Pholiurus* Trin., *Nardus* L., *Lolium* L., *Colpodium* Trin., *Arctophila* Anderss., *Dupontia* R. Br., *Catabrosa* Beauv., *Phippsia* R. Br., часть рода *Bromus* L. Почти одновременно (Невский, 1934) им были опубликованы хотя и в очень кратком виде обработки еще нескольких родов злаков, обычно отличающиеся от выполненных другими авторами обработок соответствующих родов во «Флоре СССР» большей точностью родовых характеристик и ключей для определения видов (здесь следует особенно отметить обработку рода *Avena* L.). В последующих томах «Флоры СССР» им были выполнены еще обработки *Orchidaceae*, *Delphinium* L. и *Polygalaceae* (переработана С. Г. Тамамшян), также являющиеся вполне оригинальными и отличающиеся высоким качеством исполнения.

---

[1] В опубликованной нами ранее системе злаков (Цвелев, 1968 : 309) автором этой подтрибы ошибочно указан Р. Пильгер («Beckmanniinae Pilg.»).

С. А. открыто множество новых видов, составивших также весьма существенный вклад в ботаническую науку. Достаточно указать, что только в его «Материалах к флоре Кугитанга и его предгорий» (Невский, 1937) 53 вида описаны им впервые, не считая ряда видов, установленных по его сборам другими авторами. В отношении объема видов С. А. последовательно придерживался широко известных взглядов В. Л. Комарова, считавшего реально существующими видами — эколого-географические расы. Хотя эта точка зрения в последнее время часто подвергается критике, мы считаем, что при работе над такой монументальной сводкой, как «Флора СССР», принятие ее, несомненно, способствовало более глубокому изучению географически обусловленной изменчивости в группах близкородственных таксонов. Объединение видов — эколого-географических рас в ряды (series), по сути дела вполне соответствующие политипическим видам, полностью снимает нередко выдвигаемое обвинение сторонников всегда монотипической концепции вида в недостаточном показе эволюционных взаимоотношений между таксонами. Обработки С. А. трибы *Hordeeae* во «Флоре СССР», и особенно обработка рода *Hordeum* L., в ставшей классической монографии этого рода (Невский, 1941) отличаются от многих других одновременно опубликованных систематических обработок большей тщательностью в установлении родства между таксонами. Если ряды некоторых других авторов того времени зачастую содержали совершенно неродственные виды,[1] то в обработках С. А. ряды всегда содержат только замещающие друг друга эколого-географические расы очень близкого родства, которые путем простого понижения таксономического ранга легко могут быть переведены в подвиды одного политипического вида.

В своих «Материалах к флоре Кугитанга и его предгорий» (1937) С. А. проявил себя не только как выдающийся систематик, но и как весьма талантливый ботанико-географ. В противоположность оригинальному, но несколько одностороннему подходу М. Г. Попова к истории средиземноморской флоры С. А. в первую очередь на основе блестящего анализа средиземноморских злаков дает более полную картину истории этой флоры, отмечая ее сложный состав и значительную самобытность, необъяснимую с точки зрения простой гибридизации между элементами арктотретичной (голарктической) флоры и элементами «флоры вельвичии». С. А. различает 8 генетических элементов средиземноморской флоры, которые пользуются достаточно широкой известностью, и особенно подчеркивает богатство средиземноморской флоры эфемерами: «Средиземноморье — фабрика эфемеров». Разбирая вопрос о генетических корнях средиземноморских эфемеров, многие из которых относятся к самобытному средиземноморскому элементу, С. А. совершенно правильно указывает, «что от средиземноморских эфемеров-однолетников нити родства тянутся в подавляющем большинстве случаев к элементам голарктической мезофильной флоры» (Невский, 1937 : 242). Однако С. А. вполне справедливо отмечает, что специфические средиземноморские группы, близкие к голарктическим группам, не могут быть выведены прямо из них. Он пишет по этому поводу: «Вообще специфические средиземноморские группы, имеющие в тихоокеанской флористической области корреспондирующие систематические единицы, очень часто не могут быть признаны менее примитивными и более молодыми, чем последние. Часто фактические данные свидетельствуют скорее об обратном или во всяком случае мы можем предположить лишь то, что средиземноморские и голарктические группы эволюционировали параллельно от общего предка, имевшего распространение на древней территории, не подвергавшейся еще дифференциации на области с тихоокеанским и средиземноморским климатом» (1937 : 228—229). Таким образом, современная ксерофильная средиземноморская флора, которую С. А. образно назвал «флорой эфедры», является, по его мнению, прежде всего результатом длительного автохтонного развития первоначально мезофильной лесной флоры. По мере прогрессирующего уменьшения количества осадков в районе древнего Тетиса происходила «великая перестройка растительных организмов в сторону согласования их структуры с прогрессирующей ксеротермизацией климата. Эта перестройка шла и по линии выработки жизненной формы трагакантоида, и по линии выработки типа вечнозеленого дерева или кустарника, и, наконец, что особенно характерно для Средиземноморья, по линии создания растительности эфемерового типа» (Невский, 1937 : 242).

Естественно, что при таком взгляде на формирование средиземноморской флоры не остается места для массовых гибридизаций, которым М. Г. Попов приписывает такую большую роль в этом процессе. Справедливая критика крайне широких гибридизационных построений М. Г. Попова дается С. А. и на страницах его монографии рода *Hordeum*, где он, в частности, пишет: «Приверженец теории гибридного происхождения растительных форм... всегда находится в опасности счесть вторичным и гибридогенным то, что как раз архаично и негибридогенно. Еще более непростительно сторонникам гибридогенезиса то, что они теоретизируют, оперируя лишь с „удобными“ для них признаками, часто с одним лишь признаком, и умалчивают (или не знают) о всех остальных» (Невский, 1941 : 88). Действительно, разбирая вопрос о гибридогенном, по его мнению, происхождении рода *Hordeum*, М. Г. Попов (1963 : 111—112) оперирует только с 2 признаками этого рода, забывая о том, что предполагаемые им предки *Hordeum* — род *Agropyron* s. l. и 1 из ныне живущих родов *Andropogoneae* различаются множеством других, часто более существенных признаков. Предложенное М. Г. Поповым объяснение возникновения щетиновидных колосковых чешуй *Hordeum* явно неприемлемо, да и вообще содержащаяся в этой работе очень резкая критика взглядов С. А. на происхождение флоры Средиземноморья выглядит, на наш взгляд, очень неубедительной.

---

[1] Так, в обработке рода *Poa* L. (Рожевиц, 1934 г.) ряды *Triviales* Roshev. и *Lanatiflorae* Roshev. содержат виды, принадлежащие к 3, а ряд *Alpinae* Roshev. — даже к 4 различным секциям этого рода.

С правильных, по нашему мнению, позиций С. А. подходил и к вопросу о «центрах» происхождения культивируемых растений, который очень детально разбирается им в монографии рода *Hordeum* (1941 : 127—135). Согласно С. А., «выявление концентрации систематических единиц, прочно утвержденных естественным отбором, обособленных не в силу случайной и недавней изоляции, а в силу давнего процесса вымирания промежуточных звеньев, регулируемого тем же отбором; сознательная оценка признаков, неравноценных, так как они в разное время закрепились отбором и закрепились или непосредственно как полезные или как коррелятивно связанные с другими полезными особенностями; пренебрежение формами, отбором устраняемыми и уродливыми — вот основа, чем приходится руководствоваться при попытке определить район формирования той или иной растительной группы» (1941 : 130); и с этим нельзя не согласиться. Надо сказать, что в систематике культивируемых видов злаков С. А. в основном следовал тем же принципам, что и в систематике дикорастущих видов, учитывая их специфику, но не считаясь с традиционными взглядами. Следствием этого была, в частности, рецензия К. Фляксбергера (1935) на обработку С. А. рода *Triticum* L. во «Флоре СССР», содержавшая ряд несправедливых обвинений, вытекающих отчасти из нежелания считаться с международными правилами ботанической номенклатуры, отчасти из ортодоксального следования устаревшей системе Кёрнике. В опубликованном ответе на эту рецензию (Невский, 1935) С. А. достаточно четко разъяснил ошибочность большинства предъявленных ему обвинений.

В последние годы жизни Невским была проделана большая работа по составлению поправок и дополнений ко второму тому «Флоры СССР». К сожалению, эта работа осталась неопубликованной, хотя публикация ее в значительной степени способствовала бы переходу к более совершенной системе злаков и устранила бы ошибки в номенклатуре, которые позднее были повторены в целом ряде «Флор» и определителей по отдельным районам территории СССР. Отметим также, что, несмотря на чрезвычайную загруженность и тяжелую болезнь, именно Невским была выполнена большая техническая работа по выделению типового материала по злакам, хранящегося в Гербарии Ботанического института АН СССР. Хотя необходимость выделения типового материала из общего гербарного фонда в настоящее время общепризнана, по большинству семейств цветковых растений эта работа еще далека от завершения. Характерная для С. А. тщательность в работе отчетливо проявилась и в том, что на хранящемся в Гербарии Ботанического института АН СССР материале по обработанным им для «Флоры СССР» группам всегда имеются его этикетки с определениями. Многие другие авторы «Флоры СССР», к сожалению, не проделали этой трудоемкой технической работы, вследствие чего судить о принятом ими объеме видов часто бывает очень нелегко.

В заключение нашего краткого обзора нельзя не согласиться с авторами уже упомянутого выше некролога в том, что, несмотря на безвременную кончину, помешавшую С. А. Невскому дать еще целый ряд работ крупнейшего значения, он успел сделать достаточно для того, чтобы память о нем сохранилась на долгие времена. Его работы, в значительной мере опередившие свое время, должны быть по заслугам оценены в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А. и С. В. Юзепчук. (1939). С. А. Невский (некролог). Сов. ботаника, 5. — Невский С. А. (1932). *Clinelymus* (Griseb.) Nevski, novum genus Graminearum. Изв. Бот. сада АН СССР. 30. — Невский С. А. (1933). Агростологические этюды, IV. О системе трибы *Hordeeae*. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 1. — Невский С. А. (1934). Schedae ad Herbarium florae Asiae Mediae, fasc. 21—22. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., сер. 8в. 17. — Невский С. А. (1935). К вопросу о системе рода *Triticum* L. Сов. бот., 6. — Невский С. А. (1936а). Перечень злаков из триб *Lolieae*, *Nardeae*, *Lepturеae* и *Hordeeae* флоры СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. 1. 2. — Невский С. А. (1936б). Агростологические этюды, V. О роде *Pentatherum* Nabel. и его видах на территории СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 3. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 4. — Невский С. А. (1941). Материалы к познанию дикорастущих ячменей в связи с вопросом происхождения *Hordeum vulgare* L. и *Hordeum distichon* L. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 5. — Фляксбергер К. (1935). *Triticum* L. pr. p. (Пшеница). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 13, 6. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков *Poaceae* флоры СССР. Бот. журн., 53, 3. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1898—1902). Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 2, 1. — Gould F. W. (1947). Nomenclatural Changes in *Elymus* with a key to the californian species. Madroño, 9. — Löve A. a. D. Löve. (1965). Taxonomic remarks on some american alpine plants. Univ. Colorado Stud., ser. biol., 17. — Runemark H. a. W. K. Heneen. (1968). *Elymus* and *Agropyrum*, a problem of generic delimination. Bot. Notis., 121, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 X 1969).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 576.8.095.1 : 58

ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ (МИНСК, 24—28 VI 1969 г.)

B. S. MARTINOVICH AND V. S. GELTMANN. AN ALL-UNION CONFERENCE ON THE INVESTIGATION OF INTERRELATION OF PLANTS IN PHYTOCOENOSES HELD IN MINSK ON JUNE 24—28, 1969

С 24 по 28 июня 1969 г. в Минске проходило Всесоюзное совещание по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Совещание было организовано Институтом экспериментальной ботаники АН БССР, Белорусским отделением Всесоюзного ботанического общества, Научным советом по проблемам физиологии и биохимии растений, Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира». В его работе приняло участие 260 человек, представляющих 60 различных учреждений и организаций Советского Союза.

Совещание открыл вице-президент Академии наук БССР академик Н. Д. Нестерович, который подчеркнул, что решение проблемы взаимоотношений растений в фитоценозах послужит дальнейшему развитию сельского и лесного хозяйства нашей страны.

Работа совещания проходила на пленарных заседаниях и заседаниях двух его секций: «Взаимоотношения древесных и травянистых растений в фитоценозах» (руководитель секции доктор биологических наук, профессор И. Н. Рахтеенко) и «Взаимоотношения растений в агрофитоценозах» (руководитель секции доктор биологических наук, профессор М. В. Марков).

На пленарном и секционных заседаниях было заслушано и обсуждено около 100 докладов. В докладах были освещены результаты исследований в области культурфитоценологии, являющейся теоретической основой создания искусственных посевов и посадок растений. Проблема взаимоотношений между организмами является одной из важнейших проблем геоботаники. Только на основе глубокого изучения этих взаимоотношений можно создать научную основу правильного использования естественных и искусственных растительных сообществ, решить вопросы, связанные с созданием новых, культурных, высокопродуктивных фитоценозов как лесных, так и полевых (агрофитоценозов). Всякое воздействие человека на фитоценоз преломляется через взаимоотношения между организмами, в связи с чем эти взаимоотношения необходимо учитывать при разработке приемов повышения продуктивности культурных и естественных фитоценозов.

На пленарном заседании обсуждались доклады по общим вопросам взаимоотношений между организмами и окружающей внешней средой.

Исследованию сложного комплекса взаимодействия и взаимовлияния между компонентами лесного биогеоценоза, роли отдельных компонентов и задачам дальнейших исследований был посвящен доклад академика А. Б. Жукова, Н. Е. Судачковой и Г. И. Гирс (Институт леса и древесины СО АН СССР). Основное внимание при изучении взаимоотношений растений должно быть уделено кардинальной проблеме биогеоценологии — вскрытию закономерностей, управляющих процессами превращения вещества и энергии.

Н. Д. Нестерович (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) осветил в своем докладе материалы по изучению влияния факторов внешней среды (свет, влага, кислотность почв) на древесные растения, так как условия среды определяют не только развитие и продуцирование растений, но и взаимоотношения между организмами. Особенности этих взаимоотношений могут быть раскрыты лишь при изучении количественных величин факторов среды.

В докладе И. Н. Рахтеенко (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) излагались эколого-физиологические основы взаимоотношений растений в фитоценозах. Были освещены вопросы взаимодействия корневых систем древесных и травянистых растений в чистых и смешанных культурах, их жизнедеятельности в зависимости от экологических факторов, вопросы водно-минерального питания растений, их биохимического взаимодействия, а также влияния растений на лесорастительные свойства почвы. Показано, что при правильном подборе компонентов в смешанные посевы или посадки корневые системы их развиваются более мощно и проникают в почвогрунт значительно глубже, чем в чистых, усиливается интенсивность поглощения корнями минеральных питательных веществ, улучшается углеродное питание и другие процессы жизнедеятельности растений.

О состоянии агрофитоценологических исследований в СССР доложил М. В. Марков (Казанский государственный университет им. В. И. Ульянова-Ленина), который отметил, что среди проблем, разработке которых необходимо уделить внимание в первую очередь, ведущее положение занимает проблема взаимоотношений между организмами, входящими в состав агрофитоценоза. Между тем, размах агрофитоценологических исследований все еще незначителен, несмотря на то, что число направлений этих исследований достаточно велико.

А. М. Гродзинский (Центральный республиканский ботанический сад АН УССР) и В. П. Иванов (Институт физиологии растений АН СССР) посвятили свои доклады биохимическому взаимодействию растений в различных типах фитоценозов. Докладчики подчеркивали, что исследование аллелопатии должно проводиться с учетом значения других возможных способов взаимного влияния растений (конкуренция за факторы жизни, механические формы взаимодействия и др.).

В докладе Т. А. Работнова (Московский государственный университет) «Консорции и ценотические популяции» показано значение их изучения для проблемы взаимоотношений растений. Представление о консорциях как структурных единицах биогеоценозов до сих пор недостаточно используется при углубленном изучении фитоценозов, в частности при изучении взаимодействия между видами. Между тем, выяснение положительных и отрицательных влияний консортов на особи различных возрастных состояний у растительных компонентов имеет большое значение для разработки приемов регулирования состава фитоценозов.

Вопросы взаимоотношений древесных пород с люпином обсуждались в докладе Б. Д. Жилкина (Белорусский технологический институт им. С. М. Кирова). Были приведены данные о положительном влиянии люпина на фитоклимат, почву и некоторые физиологические процессы и показатели роста сосны обыкновенной, ели обыкновенной и дуба черешчатого в наиболее распространенных типах лесных биогеоценозов.

Анализу взаимоотношений между растениями в лесных сообществах степной зоны было посвящено выступление А. Л. Бельгарда (Днепропетровский государственный университет).

В докладе В. П. Дадыкина и Н. Т. Ниловской отражены вопросы создания фитоценозов для искусственных экологических систем. Авторы отмечают, что при выборе видов сельскохозяйственных растений для использования их в закрытых системах помимо других показателей должна учитываться их потенциальная биологическая продуктивность с единицы площади, общность требований всех видов к внешних условиям и биологическая совместимость видов между собой.

Роли микроорганизмов в корневом питании растений было посвящено сообщение С. А. Самцевича (Отдел микробиологии АН БССР). Большое внимание он уделил корневым выделениям, при помощи которых растения регулируют состав и деятельность корневой и ризосферной микрофлоры.

Теоретическая сущность взаимоотношений древесных и кустарниковых пород в лесопосадках и практические выводы из этого для создания лесокультур отражены в докладе Ф. Н. Харитоновича (Гомельский государственный университет). Автор отмечает, что в основе как положительных, так и отрицательных результатов создания смешанных лесных культур лежат главным образом взаимоотношения древесных и кустарниковых пород.

Типам лесного биогеоценоза и механизмам регуляции состава, численности и роста видовых популяций в сообществе был посвящен доклад В. Г. Карпова (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР). На примере 2 типов лесных биогеоценозов (ельник кислично-черничный и ельник кислично-щитовниковый) анализировались и обсуждались механизмы внутривидовой и межвидовой конкуренции за свет, влагу и питательные вещества почвы в связи с формированием видового состава и популяционной структуры сообществ.

Работа секции «Взаимоотношения древесных и травянистых растений в фитоценозах» проходила в четырех направлениях: взаимоотношения древесных пород в лесных биогеоценозах; взаимоотношения древесных пород и живого напочвенного покрова; взаимоотношения древесных растений с микроорганизмами; влияние абиотических факторов среды на рост и развитие древесных пород.

В докладах, касающихся взаимоотношения древесных пород в лесных фитоценозах, большое внимание было уделено эколого-физиологическим вопросам взаимоотношения древесных растений.

Вопросы взаимоотношения лиственницы сибирской с другими видами растений в БССР были освещены И. Д. Юркевичем и П. Н. Райко, сосны и березы — В. С. Романовым, ели и осины — Б. С. Мартиновичем, сосны и широколиственных пород в сложных борах Подмосковья — Л. П. Рысиным, лиственницы — Сукачевым, сосны обыкновенной и березы бородавчатой в условиях среднего Урала — Н. А. Коноваловым и В. А. Шаргуновой, березы и ели в Ярославской обл. — И. В. Катрушенко, ели обыкновенной и дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, липы мелколистной и березы в биогеоценозах южной тайги — В. И. Абражко.

Доклад о динамике и причинах процесса дифференциации деревьев в чистых ельниках южной тайги сделал Г. Б. Гортинский; он отметил, что ведущими в процессе дифференциации особей в древостое являются условия их влагообеспеченности.

Широко обсуждались также вопросы биохимического взаимовлияния растений (Ю. Е. Новицкая, П. А. Мороз, В. М. Олексевич и др.).

Вторая группа докладов широко освещала вопросы взаимоотношений древесных растений и живого напочвенного покрова в процессе их питания, поглощения влаги, а также влияния различных видов растений на лесорастительные свойства почвы. Авторы отмечали, что травянистый покров отрицательно влияет на рост и развитие древесных растений (И. Н. Оловянникова, В. Н. Виппер, К. В. Зворыкина, Л. С. Ермолова и др.). Однако специально подобранные виды травянистых растений (например люпин) значительно повышают продуктивность насаждений (В. П. Григорьев, Л. И. Лахтанова, И. Э. Рихтер, М. А. Егоренков и др.). Б. И. Якушевым сделана попытка количественной оценки возможностей растений в использовании влаги и элементов питания из почвы через физиологические показатели отдельных видов.

В третьей группе докладов авторы показали связь микрофлоры и высших растений, их биохимическое взаимовлияние (Ф. П. Вавуло, О. А. Берестецкий, С. В. Горленко, Б. А. Житкуте и др.). Поднимались вопросы о продуцировании токсикогенными грибами фитотоксинов, угнетающих растения, приводились экспериментальные данные по взаимоотношению древесных пород и микрофлоры через летучие соединения — фитонциды, выделяемые листвой и хвоей древесных видов.

В четвертой группе докладов авторы основное внимание сосредоточили на экологических факторах среды (свет, влага, температура и т. п.), считая, что главным моментом для правильного решения вопросов взаимовлияния различных видов в растительных сообществах является детальное знание тех требований, которые предъявляют растения к среде обитания. Были прочитаны доклады «Взаимосвязь водного режима и растительности отдельных ландшафтов Белоруссии» (Н. В. Смольский, А. В. Бойко, Е. А. Сидорович), «Взаимоотношения древесных растений со средой обитания» (А. Ф. Иванов), «Суточное изменение влажности почвы в сосновых фитоценозах» (Л. П. Смоляк, А. С. Самцов, В. Г. Реуцкий, В. А. Степаненко, Л. И. Бережная), «Опыт фактического и расчетного баланса органического вещества у подроста дуба под пологом леса разной сомкнутости» (А. М. Якшина), «Развитие генеративных почек у некоторых древесных растений в разнополнотных лесных насаждениях и в различных экологических условиях» (А. А. Новикова) и др.

Секция «Взаимоотношения растений в агрофитоценозах» освещала следующие основные направления в изучении взаимоотношений растений: состав и строение агрофитоценозов, структура агрофитоценоза и урожай, взаимоотношения между растениями в смешанных посевах, взаимоотношение культурных и сорных растений, методические вопросы.

Первая группа докладов, посвященных вопросу состава и строения агрофитоценозов, была представлена преимущественно Казанской школой геоботаников (М. В. Марков, А. С. Казанцева, С. А. Маркова, Е. М. Михайлова, В. В. Туганаев и др.). Авторы их отмечали, что тщательное изучение системы взаимоотношений между организмами и изыскание путей управления этими взаимоотношениями невозможно без предварительного выявления всех типов агрофитоценозов.

Этим же вопросам был посвящен и доклад Н. С. Камышева («Установление агропопуляций, их значение и задачи исследования»), который подчеркивает, что разрешение данной проблемы будет способствовать изучению морфологии, экологии и динамики агробиогеоценозов и создаст научные предпосылки для разработки мер борьбы с сорняками и повышения урожайности культурных растений.

Вторая группа докладчиков (П. В. Юрин, М. Н. Гончарик, Л. П. Лагун, С. С. Кручинина, В. А. Пронин, А. П. Яковлев, Е. Д. Хорошкова, Р. Ш. Саяпова, В. С. Белан, В. И. Шанда) рассматривали вопросы структуры агрофитоценоза и урожайности, так как вопрос о связи урожая со структурой посева является новым, и его разработка сопряжена с большими методическими трудностями.

Значительная часть докладов агрофитоценологической секции была посвящена эколого-физиологическим особенностям взаимоотношений между растениями в смешанных посевах (сообщение сделали И. А. Кауров, Е. И. Гуляев, В. К. Носко, Г. А. Ронсаль, А. А. Яковлев, И. Ф. Минько, А. Н. Кремнина, В. И. Капустин, И. Ф. Самойлович, С. С. Давыдович и др.). Условия произрастания в смешанных посевах существенно отличаются от условий в чистых посевах вследствие многообразия воздействия растений друг на друга. На большом экспериментальном материале было показано, что конкурентная способность вида в смешанных посевах зависит от специфики почвенно-грунтовых условий, комплекса агротехнических приемов, а также от динамики роста компонентов агрофитоценоза.

Исследованию взаимоотношений между культурными и сорными растениями, установлению путей управления этими взаимоотношениями с тем, чтобы более эффективно и экономично вести борьбу с сорняками, были посвящены доклады Н. Е. Воробьева, Н. Н. Дзюбенко, Т. П. Букаловой, М. З. Сафиуллина, Е. М. Лебедева, С. Н. Неуструевой и др.

Доклады Ю. И. Новицкого, А. П. Расиньша, Ф. М. Ханова, А. В. Денисовой, Б. М. Миркина, Е. Л. Любарского и др. были посвящены разработке методов исследования взаимоотношений растений в агрофитоценозах.

В результате заслушивания и подробного обсуждения докладов агрофитоценологическая секция приняла пятилетний план развития агрофитоценологии в СССР (1971—1976 гг.) с указанием проблем, требующих первоочередного разрешения (исследование теоретических основ агрофитоценологии, разработка теории смешанных посевов и травосмесей, изучение взаимоотношений культурных и сорных растений, исследование физиолого-биохимических взаимодействий между растениями в агрофитоценозах, исследование роли микроорганизмов почвы в системе взаимоотношений между компонентами агрофитоценозов и др.).

На последнем пленарном заседании председатель оргкомитета совещания доктор биологических наук, профессор И. Н. Рахтеенко в заключительном слове отметил, что представленные в докладах материалы несомненно имеют важное значение для теории и практики сельского и лесного хозяйства. В докладах было высказано много новых теоретических положений, новых интересных идей, возникли новые вопросы. Материалы Совещания послужат дальнейшему развитию исследований в области взаимоотношений растений в растительных сообществах и тем самым окажут большую пользу в деле повышения продуктивности естественных и искусственных фитоценозов.

В итоге работы совещания было принято постановление, включающее следующие положения:

1. Признать необходимым дальнейшее расширение и углубление работ по комплексному изучению взаимоотношений растений в фитоценозах с применением современных методов исследования, методов физиологии, биохимии, биофизики, микробиологии, химии и кибернетики.

2. Считать целесообразным дальнейшую разработку современных научно обоснованных методов учета обилия растений в фитоценозах и внедрение во все исследования математических методов оценки результатов.

3. Всемерно развивать стационарные и особенно экспериментальные исследования различных растительных сообществ, совершенствовать методы полевых исследований.

4. Изучение растительных ценозов должно вестись в неразрывной связи с исследованиями факторов внешней среды. Необходимо глубже изучать структуру и состав растительных сообществ, выяснять оптимальные условия, при которых достигается оптимальная их продуктивность.

5. Необходимо глубже и шире изучать физиологические особенности роста и развития растений, слагающих растительные сообщества. Усилить изучение биохимического влияния растительных выделений одних растений на рост, развитие и интенсивность физиологических процессов других. При изучении взаимоотношений между растениями необходимо учитывать их взаимоотношения с другими биокомпонентами ценозов.

6. Признать необходимым проводить 1 раз в 2 года совещания по изучению взаимоотношений растений в растительных сообществах.

7. Считать целесообразным провести в 1971 г. в Ленинграде совещание, посвященное программам и методам изучения взаимоотношений растений в фитоценозах, в связи с этим просить Ботанический институт АН СССР взять на себя организацию и проведение указанного совещания.

Считать также целесообразным провести в г. Воронеже в 1972—1973 г. очередное совещание по вопросам взаимоотношений между организмами в лесных, луговых и полевых фитоценозах. В связи с этим просить кафедру морфологии, систематики и географии Воронежского государственного университета взять на себя организацию и проведение указанного совещания.

8. Просить Проблемный научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» возбудить ходатайство перед президиумом АН СССР о создании специального журнала «Агрофитоценология», на страницах которого можно было бы развернуть обсуждение основных проблем агрофитоценологии, как теоретической основы создания полевых растительных сообществ.

9. Рекомендовать всем исследователям, работающим в области агрофитоценологии, учитывать в своих работах пятилетний план развития агрофитоценологии (1971—1976 гг.), обсужденный и принятый агрофитоценологической секцией совещания.

10. Считать целесообразным организацию проблемных лабораторий по агробиогеоценологии при Казанском государственном университете, Воронежском государственном университете, Агробиологической станции «Чашниково» Московского

государственного университета и при кафедре лесоводства Белорусского технологического института им. С. М. Кирова.

Для участников Совещания был организован осмотр опытных объектов отдела экологии растений Института экспериментальной ботаники АН БССР и ряд экскурсий (Негорельский учебно-опытный лесхоз, Беловежская пуща, Центральный ботанический сад АН БССР).

На опытных объектах отдела экологии растений (Острошицко-Городецкое лесничество) участникам совещания были показаны чистые и смешанные 18-летние культуры дуба черешчатого, липы мелколистной, клена остролистного, акации желтой, сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и ели обыкновенной, созданные для изучения взаимоотношений древесных пород в различных сочетаниях.

Кроме того, участники конференции познакомились с вегетационными опытами отдела экологии растений по изучению взаимоотношений растений, где особое внимание уделяется исследованию их корневого питания (сезонного ритма поглощения и выделения минеральных питательных веществ, миграции элементов питания между растениями, влияния корневых выделений на рост и физиологические процессы растений и т. д.).

В Негорельском учебно-опытном лесхозе участники совещания познакомились с многолетними опытами кафедры лесоводства Белорусского технологического института им. С. М. Кирова по исследованию взаимоотношений древесных растений с люпином.

В Беловежской пуще — прекраснейшем уголке Белоруссии — экскурсанты имели возможность осмотреть наиболее характерные участки растительности, познакомиться с методами содержания и разведения зубров, посетить музей природы, а в Центральном ботаническом саду АН БССР ознакомиться с коллекцией местных и интродуцированных в БССР древесных и травянистых растений.

Б. С. Мартинович и *В. С. Гельтман.*

**Институт экспериментальной ботаники
Академии наук
Белорусской ССР,
Минск.**

(Получено 17 XI 1969).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 58 : (4) (471.54)

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА С 1963 ПО 1969 г.

P. L. GORCHAKOVSKY AND I. K. KIRSHIN. ON THE ACTIVITY OF THE SVERDLOVSK DEPARTMENT OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. DURING THE PERIOD FROM 1963 TO 1969

Почти 20 лет назад, в апреле 1950 г., по инициативе небольшой группы местных ботаников в Свердловске было создано отделение Всесоюзного ботанического общества. В 1957 г. оно уже объединяло 56 действительных членов, в 1962 г. — 70,[1] к концу 1969 г. — 104. Отделение опирается в своей деятельности на научные коллективы Института экологии растений и животных УФАН СССР, Уральского гос. университета, Свердловского сельскохозяйственного института, Педагогического и Лесотехнического институтов, Уральского научно-исследовательского института сельского хозяйства.

Работой отделения в последние годы руководит совет в следующем составе: П. Л. Горчаковский (председатель), А. Т. Мокроносов (заместитель председателя), И. К. Киршин (ученый секретарь), Г. М. Пикалова (казначей), Л. И. Вигоров, П. В. Лебедев и С. А. Мамаев. Организационную и финансовую деятельность отделения общества контролировала ревизионная комиссия в составе Г. Г. Каменского (председатель), З. И. Тарчевской и М. М. Сторожевой.

На общих собраниях и заседаниях отделения обсуждались различные научные и организационные вопросы, за последние шесть лет было заслушано около 60 научных докладов.

Всеобщее внимание привлекли доклады Б. А. Вакара об эволюционном значении двойного оплодотворения у покрытосеменных и исследовании митоза у амфидиплоидных ржано-пшеничных и пшенично-пырейных гибридов, Л. И. Вигорова о топографии ферментов и витаминов в клетках яблок, А. Т. Мокроносова об ассимиляции мочевины растениями и о задачах исследования фотосинтеза как основы первичной продуктивности биосферы, Г. В. Заблуды об онтогенезе хлебных злаков. Интересные данные были приведены в сообщениях Н. С. Спиридоновой о содержании аскорбиновой кислоты в растениях различных филогенетических групп, П. В. Лебедева об итогах изучения верхушечной меристемы и морфогенеза побегов луговых злаков, С. А. Мамаева о географической изменчивости и внутривидовой систематике древесных растений на Урале.

Отделение охотно предоставляет трибуну молодым исследователям, сообщающим результаты своих первых серьезных работ. В последнее время были заслушаны доклады Ю. И. Берхина, Т. П. Главацкой, П. Р. Незнаева, Г. Ф. Некрасовой, Н. Н. Никоновой, М. Г. Нифонтовой, В. И. Маковского, Ю. А. Терешина, Е. А. Шуровой, в которых излагалось содержание подготовленных к защите кандидатских диссертаций. Внимательное обсуждение этих работ было несомненно полезным для молодых ботаников, а доброжелательная критика всегда принималась с благодарностью.

Живой интерес вызвали доклады о ботанических экскурсиях в разные ботанико-географические зоны и районы страны: в Западный Таджикистан и на Памир (П. Л. Горчаковский), на Сихотэ-Алинь (Б. П. Колесников) и др. Эти доклады, обычно сопровождавшиеся демонстрацией цветных диапозитивов и любительских кинофильмов, всегда привлекали большую аудиторию, в том числе многих студентов.

---

[1] Деятельность отделения в период с 1950 по 1956 г. и с 1957 по 1962 г. освещена в ранее опубликованных информациях (Бот. журн., т. 42, 1957, № 10 и т. 48, 1963, № 2).

В 1967 г. было проведено юбилейное заседание, посвященное 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. На нем были заслушаны доклады о состоянии и перспективах развития флористики и геоботаники на Урале (П. Л. Горчаковский), об исследованиях по физиологии растений на Урале (А. Т. Мокроносов), о проблемах морфологии растений (П. В. Лебедев).

На специальном заседании обсуждались насущные проблемы преподавания ботаники в средней школе в связи с проектом новой программы.

Несколько докладов было посвящено выдающимся ботаникам и знаменательным датам: «Памяти Н. И. Вавилова» (Б. А. Вакар), «В. С. Говорухин — исследователь флоры и растительности Урала» (П. Л. Горчаковский), «Памяти В. М. Савича» (Б. П. Колесников), «250-летие Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР» (П. Л. Горчаковский).

Неизменно с большим интересом слушались доклады и сообщения о результатах научных поездок и командировок в зарубежные страны — в Англию на X Международный ботанический конгресс, в Австрию, в ФРГ на симпозиум по проблеме развития растительных сообществ (П. Л. Горчаковский), в Испанию на мировой лесной конгресс (Б. П. Колесников). Участники поездок сообщили много интересного о растительности посещенных стран, о научных учреждениях, о постановке научно-исследовательской работы по ботанике за рубежом.

Свердловское отделение ВБО опубликовало четыре выпуска своих «Записок»; третий выпуск вышел в свет в 1964, а четвертый — в 1966 г. Подготовлен к печати и будет опубликован в ближайшее время пятый выпуск, содержащий оригинальные материалы по актуальным вопросам ботаники и обзорную статью об итогах и перспективах развития ботанических исследований на Урале.

П. Л. Горчаковский и *И. К. Киршин.*

**Институт экологии растений и животных
Уральского ФАН СССР
и
Уральский государственный университет.**

(Получено 9 I 1970).

Vol. LV *No. 8*

August, 1970

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY

OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

L. G. Biazrov. Synusia of epiphytic lichens in certain types of biogeocoenoses of the Mari A. S. S. R. 1065

V. F. Makiyenko. A contribution to the taxonomy of the species of *Ahnfeltia* from the far-eastern seas of the U. S. S. R. (3 textfigures, 2 plates) 1077

S. B. Astanova. A karyosystematic study of the species of *Zygophyllum* L. indigenous to Tajikistan. (3 textfigures) 1089

I. V. Cheshmejiyev. A contribution to the cytosystematics of certain species of *Allium* L. from the flora of Bulgaria 1100

O. A. Khvedynich and **V. P. Bannikova.** Disturbances in the process of fertilization in barley x rye crosses 1111

R. J. Abuziarova. Spore-pollen complexes in the south of the Altai (locality Bukhtarma). (3 plates) 1121

A. P. Nechayev and **Z. I. Gapeka.** The ephemerous plants of the inundation zone of the river-banks in the lower course of Amur. (1 textfigure) 1127

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1138

V. N. Golubev and **L. V. Makhayeva.** On the methods of estimating the netto primary production of the superterranean part of grassland vegetation. (1138) **M. S. Botch.** On the use of statistical analysis for distinguishing the homogeneous layers of peat deposits. (4 textfigures) (1142).

REPORTS 1150

L. N. Fetisova and **E. I. Visotzkaya.** Chromosome numbers in the mosses from Estonia. (1 textfigure) (1150).—**A. G. Shekhov.** The effect of time of irrigation on the overgrowing of ponds in the Don delta. (2 textfigures) (1152).—**Serafim S. Serafimov.** On the structure of *Amygdalus* L. flowers. (3 textfigures) (1157).—**P. S. Kaplunovsky.** On a fern new for the Crimean flora. (1165).—**I. G. Arevshatian.** New data on the chromosome numbers of *Taraxacum* Weber species from Armenia. (1167).—**M. A. Loghinov** and **U. S. Nasyrov.** Ecologo-physiological analysis of photosynthesis of *Astragalus* species indigenous to high altitudes of the western Pamiro-Alay. (2 textfigures) (1171).—**A. V. Denisova, B. M. Mirkin** and **F. M. Khanov.** A statistical analysis of the causes of the association of weed components of an agrophytocoenosis by means of the interspecific correlations. (1176).—**I. V. Chumak.** On the rhythm of growth and bormancy in the species of *Juglans* introduced in Leningrad. (1 textfigure). (1181).—**T. A. Perestova.** A morphologo-anatomical characterization of achenes of wild species of *Helianthus*. (3 textfigures) (1186).—**A. L. Takhtajan.** On the genus *Gymnospermium* Spach. (1191).

REVIEWS 1194

M. I. Kotov. *E. V. Wulf.* The flora of Crimea, 3.3. *Scrophulariaceae—Compositae.* 1969 (1194).—**H. H. Trass.** *A. M. Oxner.* The flora of lichens of the Ukraine, in two volumes. 2, 1, 1968. (1195).—**N. I. Maliutin.** *Munz Philip A.* A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. Journ. Arnold Arboretum, 1967.—*Munz Philip A.* A synopsis of the Asian species of *Consolida* (*Ranunculaceae*). Journ. Arnold Arboretum, 1967.—*Munz Philip A.* A synopsis of the Asian species of *Delphinium*, sensu stricto. Journ. Arnold Arboretum, 1967. (1197).

HISTORY OF SCIENCE 1199

N. N. Tzveliov. On the contribution of Sergei Arseniyevich Nevsky to Plant Taxonomy. (1199).

CHRONICLE 1205

B. S. Martinovich and **V. S. Geltmann.** An All-Union Conference on the investigation of interrelation of plants in phytocoenoses held in Minsk on June 24—28, 1969. (1205).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. 1210

P. L. Gorchakovsky and **I. K. Kirshin.** On the activity of the Sverdlovsk Department of the Botanical Society of the U. S. S. R. during the period from 1963 to 1969. (1210).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Л. Г Бязров. Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР 1065

В. Ф. Макиенко. К систематике видов *Ahnfeltia* Fries из дальневосточных морей СССР. (С 3 рис. и 2 табл. рис.) 1077

С. Б. Астанова. Кариосистематическое исследование таджикских видов *Zygophyllum* L. (С 3 рис.) 1089

И. В. Чешмеджиев. К цитосистематике некоторых видов *Allium* L. флоры Болгарии 1100

О. А. Хведынич и **В. П. Банникова.** Нарушения в процессе оплодотворения при гибридизации ячменя с рожью. (С 3 рис.) 1111

Р. Я. Абузярова. Спорово-пыльцевые комплексы Южного Алтая (урочище Бухтарма). (С 3 табл. рис.) 1121

А. П. Нечаев и **З. И. Гапека.** Эфемеры меженной полосы берегов Нижнего Амура. (С 1 рис.) 1127

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . 1138

В. Н. Голубев и **Л. В. Махаева.** К методике определения чистой первичной продукции надземной части растительности травяных сообществ 1138

М. С. Боч. Опыт применения статистического анализа для выделения однородных по ботаническому составу слоев в торфяной залежи. (С 4 рис.) . . 1142

СООБЩЕНИЯ . . 1150

Л. Н. Фетисова и **Е. И. Высоцкая.** Числа хромосом лиственных мхов Эстонии. (С 1 рис.) (1150).—**А. Г. Шехов.** Влияние сроков обводнения на зарастание рыбоводных прудов в дельте Дона. (С 2 рис.) (1152). —**Серафим С. Серафимов.** О строении цветков миндаля. (С 3 рис.) (1157).—**П. С. Каплуновский.** О новом для флоры Крыма папоротнике. (1165).—**П. Г. Аревшатян.** Новые данные о хромосомных числах видов *Taraxacum* Weber из Армении. (1167).—**М. А. Логинов** и **Ю. С. Насыров.** Эколого-физиологический анализ фотосинтеза высотнозамещающих видов *Astragalus* западного Памиро-Алая. (С 2 рис.) (1171).—**А. В. Денисова, Б. М. Миркин** и **Ф. М. Ханов.** Статистический анализ причин ассоциирования сорных компонентов агрофитоценоза методом межвидовых сопряженностей. (1176).—**И. В. Чумак.** Ритм роста и покоя видов *Juglans* L., интродуцированных в Ленинграде. (С 1 рис.) (1181).—**Т. А. Перестова.** Морфолого-анатомическая характеристика перикарпия семянок диких видов рода *Helianthus*. (С 3 рис.) (1186).—**А. Л. Тахтаджян.** О роде *Gymnospermium* Spach. (1191).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1194

М. И. Котов. *Е. В. Вульф.* Флора Крыма, 3, 3. Норичниковые—Сложноцветные. 1969 (1194).—**Х. Х. Трасс.** *А. Н. Окснер.* Флора лишайников Украины, в двух томах. 2, 1. 1968 (1195).—**Н. И. Малютин.** *Мюнц Ф. А.* Конспект африканских видов *Delphinium* и *Consolida*. 1967.—*Мюнц Ф. А.* Конспект азиатских видов *Consolida*. 1967.—*Мюнц Ф. А.* Конспект азиатских видов *Delphinium*. 1968. (1197).

ИСТОРИЯ НАУКИ 1199

Н. Н. Цвелев. О вкладе Сергея Арсеньевича Невского в систематику растений (1199).

ХРОНИКА 1205

Б. С. Мартинович и **В. С. Гельтман.** Всесоюзное совещание по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах, 24—28 VI 1969, Минск (1205).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1210

П. Л. Горчаковский и **И. К. Киршин.** О деятельности Свердловского отделения ВБО с 1963 по 1969 гг. (1210).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами. Статьи, присланные без соблюдения этих правил, к рассмотрению Редакцией приниматься не будут.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны обязательно иметь направление от соответствующих учреждений.

2. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы. Кроме того, печатаются статьи обзорного характера, рецензии, хроникальные статьи и др. Изложение методики исследований, исторических обзоров по данному вопросу и других материалов не оригинального характера должно быть максимально сжато.

3. В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа, а также фамилия заведующего лабораторией, представляющего статью. Исключение из этого правила делается только для статей, представленных органами Всесоюзного ботанического общества. Для статей аспирантов или соискателей необходимо представление также отзыва заведующего лабораторией или научного руководителя.

4. В Ботаническом журнале публикуются только статьи, соответствующие его профилю.

5. Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь. Редакция будет оказывать предпочтение статьям, рекомендуемым общим собранием ВБО, отделениями, секциями и комиссиями ВБО, содержание которых было заслушано на заседаниях перечисленных органов ВБО.

6. Статьи должны быть изложены предельно кратко, но достаточно ясно, технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 20 стр. на машинке, а объем сообщений — 10 стр. на машинке; в этот объем входят литература и рисунки.

7. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), четко напечатанные через два интервала, на одной стороне листа стандартного формата (210×297.5 мм) с чистыми полями слева от текста 2.5 см, справа 1 см, сверху 2 см, снизу 2.5 см, на плотной белой писчей бумаге, не пропускающей чернил и поддающейся резинке.

При перепечатке на пишущей машинке следует:

а) на машинке ничего не подбивать черточками или точками; в таблицах линейки проводятся простым карандашом, выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше;

б) открывающие кавычки ставить на нижней линии, закрывающие — на верхней;

в) римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш»;

г) обозначения сносок делать цифрами без скобок (не звездочками) и ставить их после знаков препинания;

д) в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию;

е) если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

ж) основными скобками ставить круглые, квадратные же скобки применять как подчиненные (внутри текста, идущего в круглых скобках);

з) применять твердый знак, а не апостроф.

8. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке, в виде исключения допускается написание от руки библиотечным почерком темными чернилами или тушью.

9. Во избежание ошибок следует обращать особое внимание на изображение индексов (на нижней линии) и показателей степеней (на верхней линии), делать ясное различие между буквами, сходными по написанию (в рукописном Г и Т, n и h, a и u, c и e, e и l и т. п.), отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — ноль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов; греческие слова и буквы, четко вписанные библиотечным почерком, должны быть окружены красным карандашом, готические слова и буквы окружаются синим карандашом.

10. В тексте допускаются только общепринятые, стандартные сокращения (слова «например», «таким образом», «так как», «должно быть» в журнале не со-

кращаются; не менее часто встречающиеся «над уровнем моря», «то есть» должны быть сокращены: «над ур. м.», «т. е.»). Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам (в случае, если это название повторяется в дальнейшем тексте), во всех последующих, повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. п.

11. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ: «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумеровывание работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

12. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература» (а не «Цитированная литература»), его назначение — облегчить читателю разыскивание приведенных литературных источников в книгохранилищах. В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводится несколько работ одного и того же автора, то фамилия и инициалы каждый раз повторяются, а не заменяются кавычками, тире или словами «Он же»; 4) после фамилии перед инициалами запятая не ставится; 5) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке без отбивки года: например, (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Произведения русских авторов, опубликованные на иностранных языках, включаются в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора приводятся в круглых скобках фамилия и инициалы этого автора в русском написании; пример: (Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1859). Primitae florae amurensis. . .

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с непременным указанием места хранения рукописи и обозначением в скобках «диссертация».

В список литературы могут быть включены отдельные источники, не упомянутые в тексте, в целях дополнительной ориентации читателя в литературе вопроса. Список должен быть подписан автором.

13. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится сбоку с правой стороны над заголовками таблицы (например: Таблица 2). В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2). Текст таблиц должен быть напечатан без сокращения слов через 2 перецата на машинке; содержание таблиц не должно дублировать текст.

Таблицы должны быть составлены так, чтобы они были легко читаемы. Необходима самая тщательная проверка всех цифр и подсчетов, даваемых в таблицах и в тексте (итоги, проценты и т. п.). Таблицы должны быть возможно компактными, не превышать в наборе размера печатной страницы. Нумерация граф дается только в случае необходимости, — если есть ссылки в тексте на номера граф (первой графой нумеруется крайняя левая, т. е. боковик таблицы, а не первая графа цифр).

14. Иллюстрации должны представлять собою вполне доступные для обработки в издательстве схемы, рисунки и фотоснимки. Схемы и чертежи желательно представлять в туши на кальке. Фотоснимки (для тоновых клише) как чернотоновые, так и цветные представляются в двух экземплярах. Репродукции цинкографических оттисков не принимаются.

Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза.

Иллюстрации вкладываются в отдельный конверт, приклеивание их к тексту недопустимо. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Карты включаются в общую нумерацию рисунков, нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2, в круглых скобках или в общем контексте) на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть, по возможности, разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и др. карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

В тексте ссылки на условные обозначения рисунков выделяются курсивом, например: «показано нами на кривой (рис. 2, *4*)» или (рис. 3, *б*). Обозначения уменьшения или увеличения рисунков или их деталей даются в конце основной подписи к рисунку (т. е. после заголовка) до расшифровки условных обозначений, например: Увел. 15. или Уменьш. 2. В подписях к полевым фотографиям надо указывать географическое положение (пункт), дату и автора снимка; авторство рисунков и фотографий указывается только в случае заимствований, когда они выполнены не автором статьи.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке с отдельного листа, с соблюдением упомянутых выше условий (§§ 3—6), и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы. Второй экземпляр подписей вкладывается в конверт с рисунками.

15. Некрологи и юбилейные статьи (персоналии) должны включать списки опубликованных работ, сгруппированных по годам, а в пределах каждого года по алфавиту. Списки должны содержать основные библиографические данные: полное название статьи или книги, сокращенное название журнала, номера, тома и выпуска, страницы, а для непериодических изданий издательство и место издания. Если список работ уже был напечатан ранее, в подстрочном примечании следует указать, где и когда он опубликован, а статью сопроводить дополнительным списком работ, напечатанных после публикации основного списка. К статье должен быть приложен портрет в 2—3-х экземплярах, безупречного качества, на белой глянцевой бумаге с накатом, без сетки.

16. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати краткое резюме, информирующее о содержании работы. В резюме должны быть указаны фамилия автора и название статьи. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский (или немецкий, французский) язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки. Непринятые рукописи возвращаются только по требованию авторов.

Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья («Ботанический журнал»). В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий и указано число рисунков). Размер реферата определяется объемом и характером статьи, но не должен превышать 2-х стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в 2-х экз.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

18. При рукописи должны быть указаны точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, указана его специальность, звание. Если статья содержит впервые публикуемые данные исследований, то к рукописи должен быть приложен акт экспертизы и разрешение на опубликование от дирекции или учреждения, в котором работа была выполнена. Сокращения по первым буквам допускаются только для широко известных учреждений (БИН АН СССР, ВИР, ЛГУ, МОИП).

19. Редакция высылает автору бесплатно 20 авторских оттисков статьи. Гонораром оплачиваются только работы, опубликованные в разделах «Критика и библиография», «Хроника» и «Персоналии».

20. Редакция просит авторов строго соблюдать требования, предъявляемые к рукописи. Необходимость своевременного выпуска журналов в свет при высоких требованиях, предъявляемых к рукописям, поступающим в полиграфическое производство, исключает возможность рассмотрения и публикации работ, не удовлетворяющих необходимым условиям.

Редакция Ботанического журнала будет благодарна всем лицам, присылающим письма с критическими замечаниями о статьях, публикуемых на страницах нашего журнала.

Редакция.

К ст. В. Ф. Макиенко стр. 1078

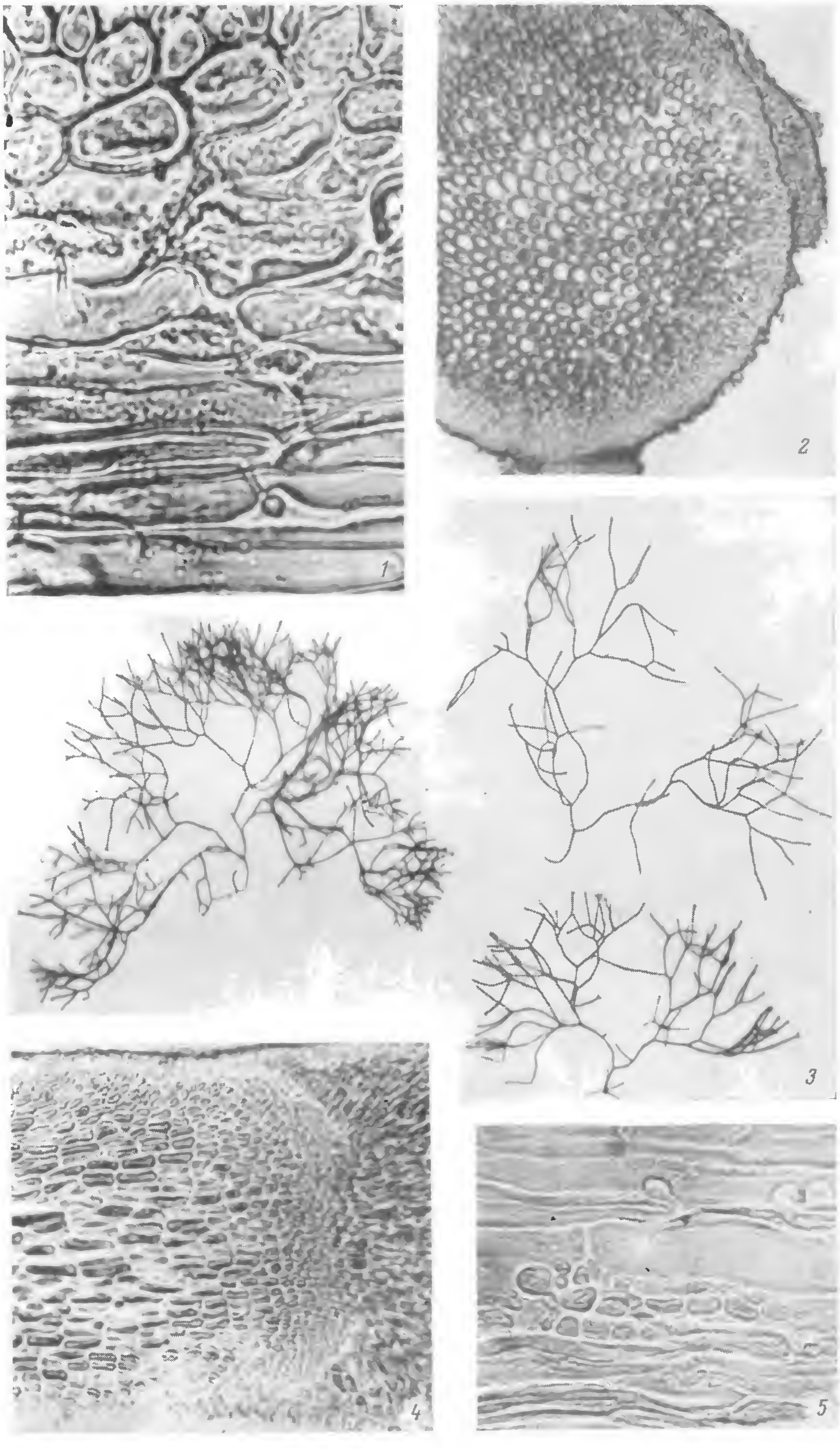


Таблица I

1, 2 — *Ahnfeltia fastigiata* (Post. et Rupr.) Makijenko: *1* — продольный срез слоевища (увел. 880), *2* — поперечный срез слоевища (увел. 220); *3, 4* — *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Makijenko: *3* — внешний вид растений из бухты Троица (Японское море) (натур. вел.), *4* — продольный срез через мелкоклеточный конус (увел. 450); *5* — *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr.: гроздевидные клеточные нити (по-видимому, нити гонимобласта).

К ст. Р. Я. Абузяровой стр. 1121

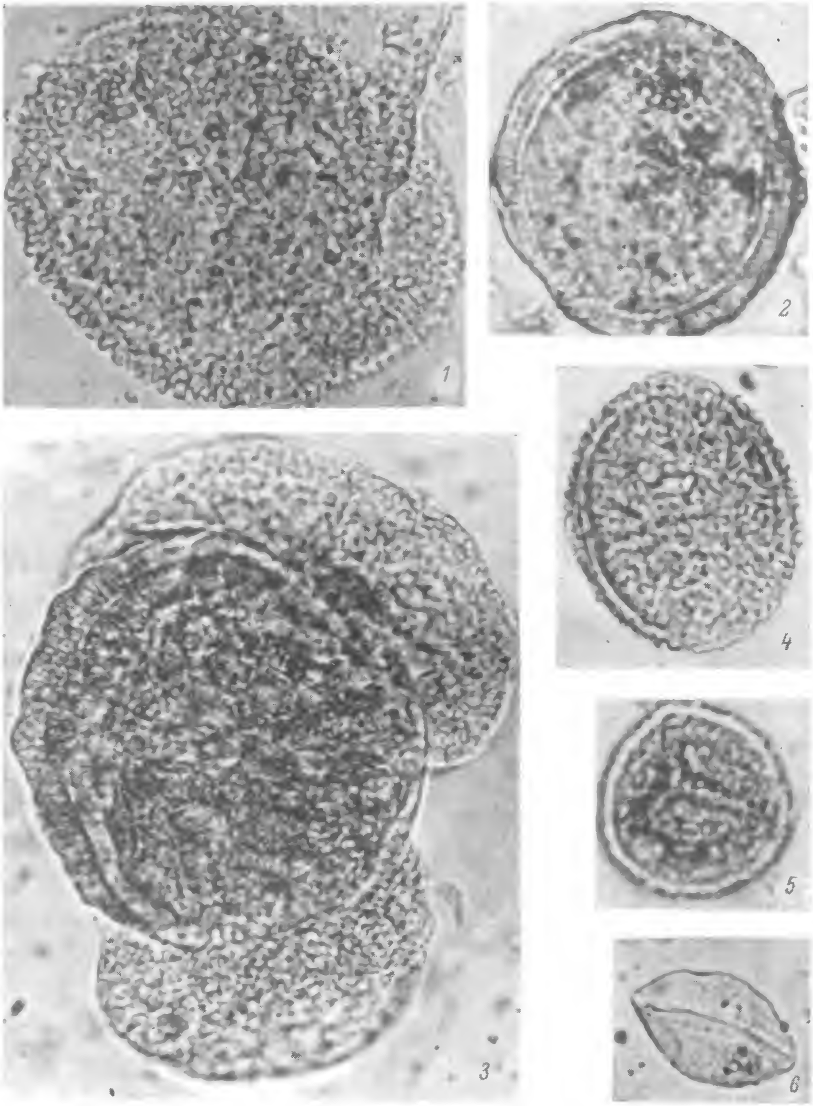


Таблица I

1 — *Tsuga crispa* Zakl., *2* — *Tsuga* sp., *3* — *Pinaceac*, *4* — *Osmunda* sp.$_1$, *5* — *Osmunda* sp.$_2$, *6* — *Ginkgo* cf. *biloba* L.

К стр. 1121

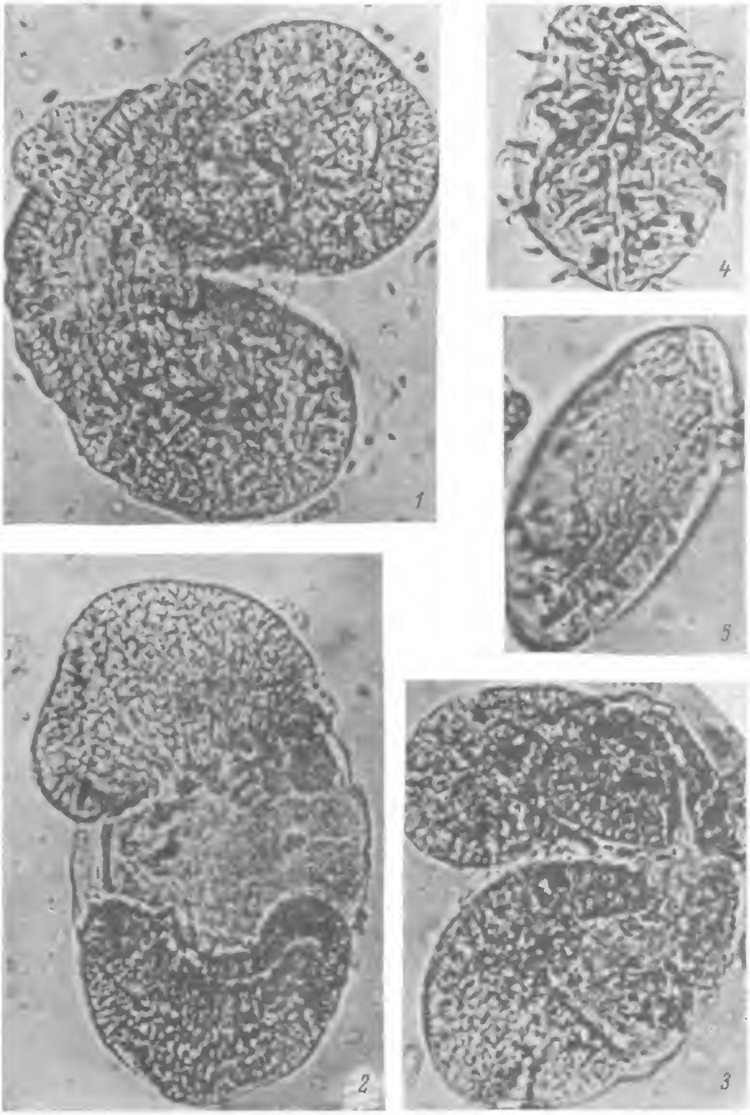


Таблица II

1 — *Cedrus* aff. *atlantica* Manetti, 2 — *Pinus* sp., 3 — *Cedrus* sp., 4 — *Nymphaeaceae*, 5 — *Magnolia* sp.

К стр. 1121

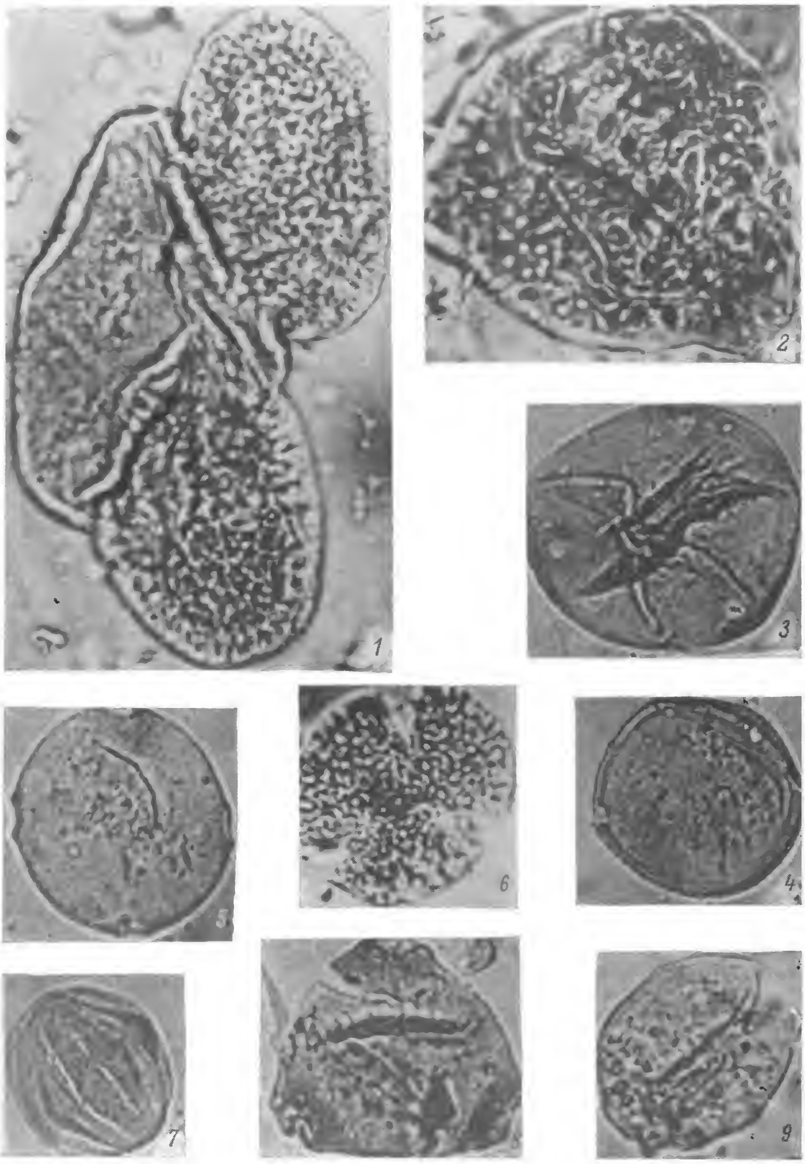


Таблица III

1 — *Pinus sibiriciformis* Zakl., *2* — *Diervilla* sp., *3* — *Carya spackmania* Traverse, *4* — *Carya* гр. *pecan*, *5* — *Carpinus* cf. *betulus* L., *6* — *Hamamelis* sp., *7* — *Polygalaceae* cf. *Xanthophyllum*, *8* — *Onagraceae*, *9* — *Cupressaceae*.

Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректор *З. В. Гришина*

Сдано в набор 14/V 1970 г. Подписано к печати 27/VII 1970 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Печ. л. 9$^1/_2$ + 2 вкл. ($^1/_4$ печ. л.) = 13.65 усл. печ. л. Бум. л. 4$^7/_8$. Уч.-изд. л. 15,32. Тип. зак. № 970.
М-10122. Тираж 2528.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ КНИГИ:

Ботаника

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 78. 9 л. 70 к.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 79. 9 л. 70 к.

Словарь полезных растений. 20 л. 1 р. 60 к.

Солдатенков С. В. Обмен органических кислот у растений. 3 л. 25 к.

Список растений Гербария флоры СССР. Т. XVIII. Вып. 99—100. 7 л. 60 к.

Артюшенко З. Т. Амариллисовые Советского Союза. 17 л. 1 р. 70 к.

Фауна и флора залива Посьет Японского моря. 25 л. 2 р.

Зоология

Палеонтология

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски семейства Астартида Севера Сибири и условия их существования. 14.5 л. 1 р. 60 к.

Мезозойские кораллы СССР. 8 л. 80 к.

Поленова Е. Н. Остракоды позднего силура и раннего девона Алтае-Саянской области. 10 л. 1 р.

Попова С. М. и др. **Моллюски Кызылгирской свиты Горного Алтая.** 4.5 л. 55 к.

Ругозы и строматопороидеи палеозоя СССР. 13 л. 1 р. 40 к.

Табуляты и гелиолитиды палеозоя СССР. 21 л. 2 р. 25 к.

Чтения памяти Н. А. Холодковского 1969 г. 5 л. 50 к.

Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. 26 л. 2 р.

Гидробиология

Проблемы биологических повреждений и обрастаний сырых материалов, изделий и сооружений. 9 л. 65 к.

Лебедев Е. М. Обрастание судов в Черном и Азовском морях. 9 л. 80 к.

Океанологические исследования в районе Перуанского течения. 8 л. 90 к.

Почвоведение

Биологическая активность и азотный режим торфяно-болотных почв в условиях Крайнего Севера. 8 л. 80 к.

Вопросы мелиорации Барабинской низменности. 16 л. 1 р. 22 к.

ЗАКАЗЫ НА КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
ПРИНИМАЮТСЯ ВСЕМИ МАГАЗИНАМИ «АКАДЕМКНИГА»
И МЕСТНЫМИ МАГАЗИНАМИ КНИГОТОРГА

28 СЕН 197[illegible]